

**Pareys Studentexte 18**

---

**Klaus Dumpert**

---

**Das Sozialleben  
der Ameisen**

---



Dumpert Das Sozialleben der Ameisen

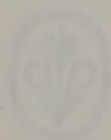
Dmit Agor  
Usov

Summe 80

Von Dr. Kinet Dumpert

I. W. Gmelin-Universität, Frankfurt am Main  
Fb. Biologie - Zoologie

Mit 11 Abbildungen



Verlag Paul Parey

Berlin und Hamburg





# Das Sozialleben der Ameisen

**Von Dr. Klaus Dumpert**

J.-W.-Goethe-Universität, Frankfurt am Main  
FB Biologie – Zoologie

Mit 95 Abbildungen



1978

**Verlag Paul Parey · Berlin und Hamburg**

**CIP-Kurztitelaufnahme der Deutschen Bibliothek**

**Dumpert, Klaus**

Das Sozialleben der Ameisen. – 1. Aufl. –

Berlin, Hamburg: Parey, 1977.

(Pareys Studientexte; Nr. 18)

ISBN 3-489-65736-5

Umschlag: Jan Buchholz und Reni Hinsch, Hamburg

Das Werk ist urheberrechtlich geschützt. Die dadurch begründeten Rechte, insbesondere die der Übersetzung, des Nachdrucks, des Vortrages, der Entnahme von Abbildungen, der Funksendung, der Wiedergabe auf photomechanischem oder ähnlichem Wege und die Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen, bleiben, auch bei nur auszugsweiser Verwertung, vorbehalten. Werden einzelne Vervielfältigungsstücke in dem nach § 54 Abs. 1 UrhG zulässigen Umfang für gewerbliche Zwecke hergestellt, ist an den Verlag die nach § 54 Abs. 2 UrhG zu zahlende Vergütung zu entrichten, über dessen Höhe der Verlag Auskunft gibt.

© 1978 Verlag Paul Parey, Berlin und Hamburg  
Anschriften: D-1000 Berlin 61, Lindenstr. 44–47,  
D-2000 Hamburg 1, Spitalerstr. 12

Gesetzt aus der Korpus Times Roman

Satz: Arnoldt-Satz, D-2000 Hamburg 20  
Druck: Ruksaldruck, D-1000 Berlin 61  
Bindung: Lüderitz & Bauer, D-1000 Berlin 61

ISBN 3-489-65736-5 Printed in Germany

## Vorwort

Alle heute lebenden Ameisen gehören ausnahmslos zu den sozialen Insekten. Mit der Vielzahl ihrer Arten, mit ihrer weltweiten Verbreitung und ihrer entsprechend vielfältigen Anpassung an unterschiedliche Lebensräume waren die Ameisen besonders erfolgreich. Das Geheimnis dieses Erfolges ist aufs engste mit dem Sozialleben der Ameisen verbunden, und das macht den besonderen Reiz dieser Tiergruppe aus. Das lebhafteste Interesse, das den Ameisen bis heute entgegengebracht wurde, spiegelt sich in einer besonders großen Zahl von Arbeiten wider, die über Ameisen geschrieben wurden.

Im Gegensatz zur Fülle dieser Einzelarbeiten ist die Zahl der zusammenfassenden Schriften – vor allem im deutschsprachigen Raum – sehr gering, und es gibt tatsächlich keine neuere deutsche Zusammenfassung, die die verschiedenen Aspekte des Soziallebens der Ameisen möglichst umfassend und allgemeinverständlich behandelt. Diesen Mangel versucht der Verf. mit dem vorliegenden Buch zu beheben, das sich nicht nur an Biologen verschiedener Richtungen, an Studierende der Biologie und an Biologielehrer wendet, sondern darüber hinaus an alle, die sich für soziale Insekten und speziell für das Sozialleben der Ameisen interessieren. Bei der Fülle der über Ameisen erschienenen Arbeiten ist es aber notwendig, den Stoff zu begrenzen und eine Auswahl zu treffen. Dabei hat sich der Verf. auf die Darstellung der verschiedenen Aspekte des Soziallebens beschränkt, während andere Aspekte, die mit diesem Thema nur mittelbar zusammenhängen, wie etwa die Rolle der Ameisen im Naturhaushalt und die hygienische und wirtschaftliche Bedeutung der Ameisen nicht behandelt wurden.

Aber auch bei der Behandlung des eigentlichen Themas dieses Buches, bei der Darstellung des Soziallebens der Ameisen, mußte sich der Verf. Beschränkungen auferlegen, die einmal mit dem begrenzten Umfang dieser Schriftenreihe, zum anderen aber auch mit dem Ziel der Allgemeinverständlichkeit des Buches gegeben sind. So wurde im wesentlichen darauf Wert gelegt, die Breite des Themas abzustecken und die verschiedenen Aspekte aufzuzeigen. Leser, die sich für spezielle Dinge genauer interessieren, werden aber anhand der Literaturzitate zu den Quellen geführt, wo sie sich genauer informieren können.

Bei der Arbeit an diesem Buch ist der Verf. von verschiedenen Personen freundlich unterstützt worden, denen er an dieser Stelle sehr herzlich danken möchte. So ist der Verf. vor allem Herrn Prof. U. Maschwitz, Herrn Prof. A. Buschinger und Herrn Prof. St. Vogel zu Dank verpflichtet, die das Manuskript entweder ganz oder teilweise durchgesehen, wertvolle Anregungen gegeben und außerdem fotografische Abbildungen überlassen haben. Frau C. Nitsche danke ich für das sehr sorgfältige Erstellen der Zeichnungen, Herrn Prof. W. Gnatzky für das Anfertigen von rasterelektronenmikroskopischen Aufnahmen und dem Verlag Paul Parey, besonders Herrn Dipl.-Ing. agr. C. Georgi, für die verständnisvolle Zusammenarbeit. Meiner Frau schließlich, und das nicht zuletzt, danke ich für ihre Hilfe beim Korrekturlesen.

Königstein/Ts., im März 1977

Dr. K. Dumpert



# Inhaltsverzeichnis

1 Einleitung .....	8
1.1 Besonderheiten der Ameisen .....	8
1.2 Bau und Lebensweise der Ameisen .....	12
2 Einteilung und Stammesgeschichte der Ameisen .....	16
3 Die Sinnesorgane der Ameisen .....	27
3.1 Sinnesorgane der Fühler .....	27
3.2 Schweresinnesorgane .....	32
3.3 Gehör- und Vibrationssinnesorgane .....	34
3.4 Lichtsinnesorgane .....	40
4 Orientierung der Ameisen .....	48
4.1 Optische Orientierung .....	48
4.2 Chemische Orientierung .....	58
4.3 Schwerkraftorientierung .....	61
5 Kommunikation unter Ameisen .....	63
5.1 Notwendigkeit und Möglichkeiten der Kommunikation unter Ameisen .....	63
5.2 Auslösung des Alarmverhaltens .....	65
5.3 Rekrutierung .....	73
5.4 Kommunikation bei Hochzeitsflug und Paarung .....	89
5.5 Kommunikation beim Futteraustausch .....	94
5.6 Erkennen von Nestgenossen .....	98
6 Kastendifferenzierung .....	103
6.1 Die verschiedenen Kasten der Ameisen .....	103
6.2 Polyethismus .....	104
6.2.1 Die verschiedenen Tätigkeiten der Arbeiterinnen .....	104
6.2.2 Alterpolyethismus .....	110
6.2.3 Polymorphismus und Polyethismus .....	112
6.3 Ursachen der Kastendifferenzierung .....	116
6.4 Die Entstehung der Unterkasten .....	127
7 Regelung der Sexualität .....	129
8 Koloniegründung .....	132
8.1 Unabhängige Koloniegründung .....	133
8.2 Abhängige Koloniegründung .....	139
8.3 Temporärer Sozialparasitismus .....	143

9 Permanenter Sozialparasitismus .....	148
9.1 Sozialparasitismus mit Dulosis .....	148
9.2 Sozialparasitismus ohne Dulosis .....	153
10 Xenobiose, Lestobiose, Parabiose und Kleptobiose .....	166
11 Die Gäste der Ameisen .....	170
12 Die Nester der Ameisen .....	178
12.1 Ameisen ohne Nester .....	178
12.2 Erdnester .....	183
12.3 Holz- und Kartonnester .....	192
12.4 Nester in Ameisenpflanzen .....	195
12.5 Gespinstnester .....	203
13 Die Ernährung der Ameisen .....	209
13.1 Allgemeine Übersicht .....	209
13.2 Ameisen als Räuber .....	210
13.3 Trophobiontische Beziehungen zwischen Ameisen und Pflanzenläusen .....	215
13.4 Körnersammelnde Ameisen .....	219
13.5 Blattschneiderameisen .....	221
14 Waffen und Wehrverhalten der Ameisen .....	226
Literaturverzeichnis .....	234
Sachregister .....	250



# 1 Einleitung

## 1.1 Besonderheiten der Ameisen

»Geh' hin, du Fauler, zu der Ameise; schau ihr Verhalten, daß du weise wirst ...« (Sprüche, 6, 6–8). Dieser etwas deftige Hinweis auf die Ameisen steht im Alten Testament. Mit ihm werden Leser dieses Textes, solche, die es offenbar nötig haben, dazu aufgefordert, sich mit dem Verhalten der Ameisen zu beschäftigen und daraus zu lernen. Der Text zeigt zunächst, daß und außerdem wodurch die Ameisen den Menschen früherer Zeiten aufgefallen sind. Aufgefallen ist den Beobachtern vor allem der Fleiß dieser Tiere, die auch heute noch sprichwörtliche »Emsigkeit« (von Emse=Ameise), mit der sie, wie aus dem weiteren Text hervorgeht, im Sommer Körner eintragen, »damit« sie für den Rest des Jahres über ausreichende Nahrungsreserven verfügen. Auch das lateinische Wort für Ameise, »Formica« erinnert an die Tätigkeit der Körnerameisen (von »ferre«=tragen und »mica«=Korn).

Im Vordergrund des Buches soll aber nicht der Fleiß als typisches Merkmal der Ameisen stehen, zumal es auch »faule« Ameisen gibt, Arbeiterinnen also, die sich auf Nichtstun spezialisiert haben. Typisches Merkmal für alle Ameisen, die in der Familie der *Formicidae* zusammengefaßt sind, ist das Sozialleben. Tatsächlich gibt es, abgesehen von den koloniegründenden Weibchen einiger Arten, keine solitären Ameisen.

Als soziale Insekten im eigentlichen Sinn (Eusozialität) bezeichnet man solche, bei denen mehrere Generationen zusammenleben und bei denen die Nachkommen von einer eigenen fortpflanzungsunfähigen (sterilen) Kaste aufgezogen werden, die eine Arbeitsteilung erkennen läßt. Diese Kriterien für Eusozialität sind nur bei verhältnismäßig wenigen Insektengruppen erfüllt, die fast alle zu einer und derselben Ordnung gehören, zur Ordnung der Hymenopteren oder Hautflügler. In dieser Ordnung der Hymenopteren ist die Eusozialität allerdings mindestens elfmal unabhängig voneinander entwickelt worden, und zwar zweimal oder häufiger bei den Wespen (*Stenogastrinae*, *Vespinae* und wahrscheinlich außerdem noch in der Gattung *Microstigmus*, die zu den Grabwespen, den *Sphecidae* gehört), mindestens achtmal bei den Bienen (z.B. bei den stachellosen Bienen, den Meliponen, den Honigbienen, den Hummeln, den Furchenbienen) und mindestens einmal bei den Ameisen. In der gesamten übrigen Klasse der Insekten entstand die Eusozialität nur noch in einer einzigen Tiergruppe, bei den Termiten (WILSON, 1971).

Unter den verschiedensten abgestuften Ausprägungen sozialen Verhaltens bei anderen Tiergruppen kommt das soziale Verhalten der Totengräber verhältnismäßig dicht an die Eusozialität heran. Männchen und Weibchen dieser Käfer (*Necrophorus*) werden von Aas angelockt, und beide Geschlechter können damit beginnen, das Aas in die Erde zu graben. Der jeweilige Partner wird während dieser Zeit sofort angenommen, und beide Geschlechter arbeiten im weiteren Verlauf gemeinsam. Die Begattung erfolgt erst dann, wenn das Aas sicher in einer un-



terirdischen Kammer vergraben ist. Bei einigen Arten verläßt das Männchen dann das Weibchen, meist aber bleiben beide Geschlechter zusammen. Das Weibchen legt die Eier und füttert entweder allein oder gemeinsam mit dem Männchen die daraus entstandenen Larven mit vorverdauter Nahrung. Gegen Ende der Larvenentwicklung graben die Eltern bisweilen Gänge in die Wände ihrer Kammern, in denen sich die Larven verpuppen. Besonders interessante Anklänge an die sterile Arbeiterinnenkaste lassen kleinere Aaskäfer einiger Arten erkennen, die beim Vergraben von Aas anderen, gleichartigen Käfern helfen und sich dann wieder entfernen, ohne an der Fortpflanzung teilgenommen zu haben (MILNE und MILNE, 1976).

Bemißt man die Höhe sozialer Organisation an dem Grad der ›Selbstlosigkeit‹ ihrer Mitglieder, am Grad ihrer Zusammenarbeit, ihrer Arbeitsteilung und am Grad des Zusammenhaltes der Gruppe, dann übertreffen die Sozialverbände der sozialen Insekten bei weitem alle Sozialgebilde von Wirbeltieren, mit Ausnahme des Menschen. Es zeigt sich hier, daß die soziale Entwicklung nicht mit der übrigen Stammesgeschichte parallel läuft; und auch ein Zuwachs an Intelligenz ist keine Garantie für die Entwicklung sozialen Verhaltens (WILSON, 1975a).

Eine Erklärung für die inverse Beziehung zwischen der Höhe der stammesgeschichtlichen Entwicklung und der Entwicklung der sozialen Organisation wird von der sog. ›kinship‹-Theorie angeboten, die auf HAMILTON (1964) zurückgeht. Nach dieser Theorie hängt der Grad sozialer Organisation von der Anzahl gemeinsamer Gene zwischen den Mitgliedern der Gruppe ab. Bei der höchsten Stufe sozialer Organisation, die es im Tierreich überhaupt gibt, bei den Korallen und ähnlichen Kolonien, besteht auch das höchste Maß an gemeinsamen Genen. Die Mitglieder dieser Kolonien sind durch ungeschlechtliche Vermehrung entstanden und haben alle das gleiche Erbgut. Wirbeltiere dagegen pflanzen sich geschlechtlich fort und haben daher maximal zu 50 % gemeinsame Gene, abgesehen von eineiigen Zwillingen. Das könnte erklären, daß Altruismus unter den Wirbeltieren außerhalb der Brutpflegebeziehung selten ist. Beim Menschen gibt es dagegen eine Höhe sozialer Organisation, die kraß von alledem absticht, was man sonst bei Wirbeltieren findet. Sie kommt allerdings auf andere Weise zustande als im gesamten übrigen Tierreich und basiert auf der durch die Intelligenz ermöglichten Fähigkeit des Menschen, mit seinen Konkurrenten Allianzen einzugehen und Kompromisse zu schließen. Voraussetzung dafür ist eine sehr differenzierte Symbolsprache, die es erlaubt, Verträge abzuschließen, die über viele Generationen bestehen können. Solche Übereinkommen erlauben eine Arbeitsteilung, die die der sozialen Insekten weit übertrifft. Typisch für den Menschen und bezeichnend für seine Verwandtschaft mit den Wirbeltieren ist es allerdings, daß die Arbeitsteilung mit dem Vorteil für den einzelnen und nicht mit dem Vorteil für eine Gruppe gekoppelt ist; sie basiert nicht auf dem Altruismus einer besonderen Kaste, wie bei den sozialen Insekten (WILSON, 1975a).

Die sozialen Insekten stehen nun, sowohl was die Höhe ihrer sozialen Organisation als auch den Anteil an gemeinsamen Genen angeht, genau in der Mitte zwischen den Kolonien vom Typ der Korallen und den Wirbeltieren. Die besondere

Art der Geschlechtsbestimmung bei den Hymenopteren erfolgt dadurch, daß Männchen aus unbefruchteten, haploiden Eiern hervorgehen, während sich die Weibchen und die Arbeiterinnen aus befruchteten, diploiden Eiern entwickeln. Diese Art der Geschlechtsbestimmung bei den Hymenopteren führt dazu, daß Schwestern untereinander enger verwandt sind als mit ihren eigenen Nachkommen. Die Weibchen, die von denselben Eltern abstammen, haben 75 % gemeinsamer Gene, weil sie alle Gene ihrer haploiden Väter und die Hälfte der Gene ihrer diploiden Mütter erhalten, mit ihren Töchtern dagegen nur 50 %.

Der zentrale Punkt der ›kinship‹-Theorie, angewandt auf die sozialen Insekten, ist der, daß durch die Verwandtschaftsverhältnisse bei den Hymenopteren die soziale Organisation der sozialen Insekten vorgegeben ist, indem die Sozietäten der Hymenopteren hauptsächlich auf der Beziehung von Schwestern untereinander basiert, während die Männchen am Gemeinschaftsleben fast keinen Anteil haben.

Während entsprechend der ›kinship‹-Theorie angenommen wird, daß die unterschiedlichen Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb einer Gruppe unterschiedliche Ausbildungen eines Altruismus begründen, der bei den sozialen Hymenopteren in der Entwicklung einer altruistischen, sterilen Arbeiterinnenkaste gipfelt, wird im Rahmen einer anderen Theorie eingewendet, daß die sterile Arbeiterinnenkaste auch durch Unterdrückung und Ausbeutung entstanden sein könne (MICHENER und BROTHERS, 1971; ALEXANDER, 1974). Einzelne Weibchen könnten nämlich im Laufe der Entwicklung zunehmend über andere Weibchen dominiert und sie schließlich daran gehindert haben, fertil zu werden. Die unterdrückten Weibchen wurden dadurch von der Fortpflanzungsrolle abgedrängt und zu Arbeiterinnen, während sich nur noch die dominierenden Weibchen, die ›Königinnen‹ fortpflanzten.

Es gibt nun eine empirische Möglichkeit, um herauszubekommen, ob die ›kinship‹-Theorie oder die ›Ausbeutungs‹-Hypothese zutrifft (TRIVERS und HARE, 1976). Bei Kolonien, in denen nur eine fortpflanzungsfähige Königin Eier legt, ist sie die einzige, die für Nachwuchs sorgt. Für den Fall nun, daß die ›Ausbeutungs‹-Hypothese zutrifft, sollte das Verhältnis von Männchen und fortpflanzungsfähigen Weibchen unter den Nachkommen ausgeglichen sein und etwa 1 zu 1 betragen. Trifft aber die kinship-Theorie zu, dann sollte sich der Einfluß der Arbeiterinnen, die allein für die Brutaufzucht sorgen, im Laufe der Evolution stärker bemerkbar gemacht haben. Sie sind ja mit ihren Schwestern enger verwandt als mit ihren Brüdern (75 % zu 25 % gemeinsamer Gene) und sollten daher ihre Schwestern besser pflegen als ihre Brüder, woraus ein definitives Geschlechtstierverhältnis der fertig entwickelten Brut von durchschnittlich etwa 3 zu 1 resultieren müßte. Und in der Tat fand man durch Auszählen großer Serien bei zahlreichen Ameisenarten und bei sozialen Bienen ein Zahlen- oder zumindest ein Gewichtsverhältnis der Geschlechtstiere untereinander von etwa 3 zu 1, während bei solitären, also nicht sozialen Bienen ein Zahlenverhältnis der Geschlechter untereinander von durchschnittlich etwa 1 zu 1 vorliegt. Damit ist nicht nur ein starkes Argument für die Gültigkeit der kinship-Theorie bei Ameisen und weite-

ren sozialen Hymenopteren gefunden, sondern zum erstenmal auch eine Möglichkeit eröffnet worden, die kinship-Theorie empirisch zu überprüfen.

Innerhalb der sozialen Hymenopteren sind es nun die Ameisen, die mit Abstand das variationsreichste Sozialleben entwickelt haben. Sie nutzen offenbar alle Möglichkeiten sozialer Organisation im Rahmen der Fähigkeiten ihres Gehirns und der Besonderheiten ihres Koloniesystems. Was diese Vielgestaltigkeit ihres Soziallebens betrifft, so ist es allenfalls mit dem ihrer wichtigsten Konkurrenten, mit dem der Termiten vergleichbar (WILSON, 1963).

Aufs engste mit dem Sozialleben der Ameisen ist ihre weltweite Verbreitung verbunden, die von den Tropen, mit einem Maximum an Arten und Individuen, bis in die Arktis (GREGG, 1972) reicht und sich rings um die gesamte Erde erstreckt. Diese Verbreitung der Ameisen erinnert insofern an die Verhältnisse beim Menschen, als weniger durch morphologische und physiologische Anpassungen, als durch Variabilität des Verhaltens eine weltweite Verbreitung über nahezu alle Klimagrenzen hinweg erreicht wurde.

Als weitere Besonderheit der Ameisen, die ebenfalls an Verhältnisse beim Menschen erinnern, sind die Flügellosigkeit der Arbeiterinnen und ihre z. T. lange Lebenserwartung (KUTTER, 1969) zu nennen. Durch die Flügellosigkeit der Arbeiterinnen sind die Ameisen, anders als die soziallebenden Bienen und Wespen, an den Boden gebunden. Sie haben nicht die Möglichkeit, ihre Ziele direkt anzufliegen, sondern müssen sich auf dem Boden abmühen und ihre Ziele durch Überwinden oder Umgehen mannigfacher Hindernisse auf Umwegen ansteuern. Ähnliche Orientierungsprobleme haben Ameisen dabei, sich in dem oft verwirrenden System von Gängen und Kammern im Nest zurechtzufinden. Andererseits aber war die Flügellosigkeit der Ameisenarbeiterinnen eine wichtige Voraussetzung für ihre weitgehende Vorherrschaft auf dem Boden, von der vor allem aus den Tropen berichtet wird.

Die lange Lebenserwartung, die für einige Ameisenarten bewiesen wurde, ist ein in seinen Konsequenzen noch wenig gewürdigtes Merkmal vieler Ameisen. Während das Lebensalter etwa der Arbeiterinnen von Honigbienen, aber auch einiger Ameisenarten, wie *Monomorium pharaonis*, im Bereich einiger Wochen bzw. Monate liegt, wird das Alter von *Formica sanguinea*-Arbeiterinnen mit maximal 5 und das der Arbeiterinnen von *Formica fusca* mit maximal 8 Jahren angegeben (STITZ, 1939). Königinnen werden noch wesentlich älter. Bienenköniginnen haben eine Lebenserwartung von 3–4 Jahren, während Ameisenköniginnen weit über 20 Jahre alt werden können. Von APPEL (nach KUTTER, 1969) ist verbürgt, daß unter seiner Obhut eine Königin der schwarzen Wegameise (*Lasius niger*) das für Insekten biblische Alter von über 28 Jahren erreichte. Er fing das begattete Weibchen nach dem Hochzeitsflug im August 1921 und »pflegte« es, bis es im April 1950 starb. Die Königin war bis in ihre letzten Lebensjahre hinein imstande, befruchtete Eier zu legen.— Ameisenmännchen sterben dagegen weitaus früher. Sie nehmen noch im Jahr ihres Schlüpfens oder aber im darauffolgenden Jahr am Hochzeitsflug teil und gehen danach ein.



## 1.2 Lebensweise und Bau der Ameisen

Im typischen Fall besteht eine Ameisenkolonie aus einer Königin und ihren weiblichen Nachkommen, den meist sterilen Arbeiterinnen (Abb. 1.1). Während die Arbeiterinnen Nahrung herbeischaffen und damit die Königin und die Larven füttern, den Nestbau besorgen und bei Angriffen die Kolonie verteidigen bzw. Königin und Brut in Sicherheit bringen, besteht die Aufgabe der Königin im wesentlichen im Eierlegen. Sie legt befruchtete und unbefruchtete Eier, wobei – wie schon gesagt – aus den befruchteten Eiern neue Königinnen oder Arbeiterinnen entstehen, aus den unbefruchteten Eiern dagegen Männchen. Die meisten der von der Königin hervorgebrachten Eier entwickeln sich in der Regel zu Arbeiterinnen; männliche Nachkommen und Vollweibchen entstehen nur zu bestimmten Jahreszeiten. Diese Geschlechtstiere sind von den Arbeiterinnen gewöhnlich daran zu unterscheiden, daß sie Flügel tragen, während die Arbeiterinnen ungeflügelt sind. Männchen und frisch geschlüpfte Vollweibchen bleiben meist nicht lange im Mutternest. Sie verlassen das Nest meist, kurz nachdem sie geschlüpft sind, und starten zum »Hochzeitsflug«, zu dem sich häufig die Geschlechtstiere aus verschiedenen Kolonien derselben Art treffen. Während dieses Hochzeitsfluges oder unmittelbar danach werden die Weibchen begattet. Die Männchen haben mit der Begattung ihre Aufgabe erfüllt und sterben kurz darauf. Die Weibchen dagegen brechen ihre Flügel ab und suchen eine neue Kolonie zu gründen, was allerdings nur den wenigsten von ihnen gelingt. Die meisten fallen Räubern zum Opfer oder gehen auf andere Weise zugrunde. Bei einigen Arten werden die begatteten Weibchen auch von ihrer Mutterkolonie oder auch von artgleichen fremden Kolonien aufgenommen. Solche Kolonien verfügen dann über mehrere Königinnen, was als **Polygynie** (REUTER, 1913) bezeichnet wird. Bei anderen Kolonien, die nur eine Königin in ihren Reihen dulden, spricht man von **Monogynie**. Auch mit **Pleometrose** und **Haplometrose** (WASMANN, 1910a) wird das Vorkommen mehrerer bzw. einer Königin bezeichnet, doch ist das gewöhnlich

auf die Zeit der Koloniegründung beschränkt. So versteht man unter Pleometrose das Phänomen, daß sich mehrere begattete Weibchen zur gemeinsamen Koloniegründung zusammenschließen; im Fall der Haplometrose ist das koloniegründende Weibchen allein.



Abb. 1.1: *Leptothorax nigriceps*; Königin (K) mit Arbeiterinnen (A) und Brut. (Photo: A. BUSCHINGER)

Während der Begattung wird von den Männchen eine Menge Spermien auf die Weibchen übertragen, die von den Weibchen in einer eigenen ›Tasche‹, dem sog. ›receptaculum seminis‹ aufbewahrt wird. Diese Spermienmenge, die von einer oder auch von mehreren Begattungen stammen kann, reicht den Weibchen gewöhnlich für ihr gesamtes Leben als Königin aus. Begattete Weibchen monogynischer Arten ziehen sich meist in einen ›Brutkesel‹ zurück und beginnen dort mit dem Eierlegen. Die Larven ihrer ersten Brut müssen sie notgedrungen selber ernähren, während die späteren Bruten von den inzwischen geschlüpften Arbeiterinnen versorgt werden.– Von diesem ›Grundtyp‹ des Lebensrhythmus einer Ameisenkolonie und von seiner Zusammensetzung gibt es eine Vielzahl von Abweichungen, die im Rahmen dieses Buches genauer dargestellt werden.

Der Bau eines Weibchens, eines Männchens und einer Arbeiterin ist auf Abb. 1.2 am Beispiel der Roten Waldameise *Formica polyctena* dargestellt. Wie bei allen Insekten unterscheidet man auch bei den Ameisen zwischen dem Kopf (Caput), dem Brustabschnitt (Thorax), bestehend aus Pro-, Meso- und Metathorax, und dem Hinterleib (Abdomen), der bei den Waldameisen und vielen anderen Arten aus einem Verbindungsstück (Petiolus) und dem übrigen Hinterleib (Gaster) besteht. Bei Ameisen aus anderen Gruppen besteht das Verbindungsstück zwischen dem Thorax und der Gaster aus 2 Gliedern, von denen das vordere als Petiolus und das hintere als Postpetiolus bezeichnet wird. Die Beine der Ameisen bestehen im wesentlichen aus 5 Gliedern, aus dem Hüftring (Coxa),

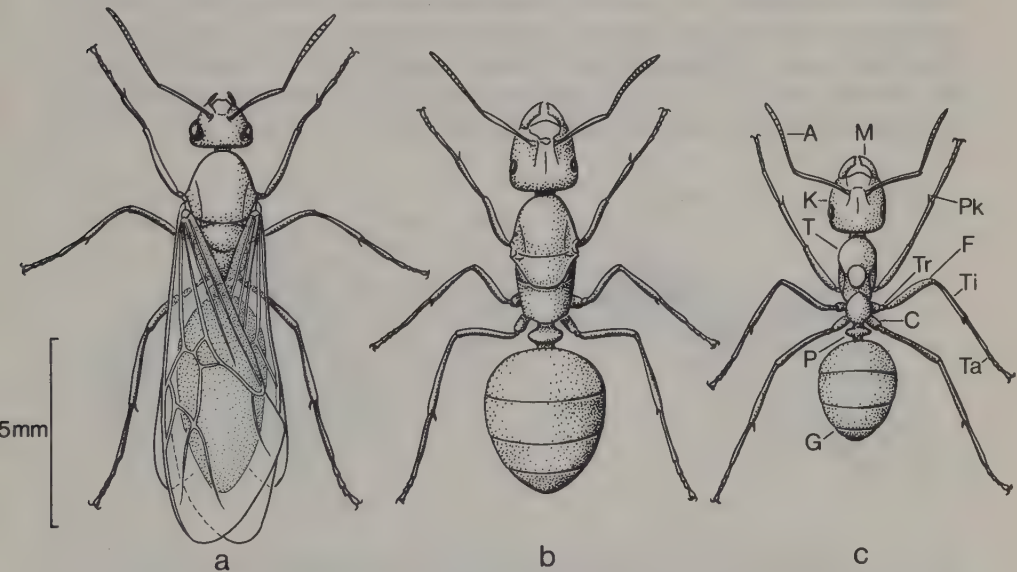


Abb. 1.2: Männchen (a), Weibchen nach Abwurf der Flügel (b) und Arbeiterin (c) der Waldameise *Formica polyctena*. A: Antenne; C: Coxa; F: Femur; G: Gaster; K: Kopf; M: Mandibel; P: Petiolus; Pk: Putzkamm; T: Thorax; Ta: Tarsus; Ti: Tibia; Tr: Trochanter (nach v. FRISCH, 1974, verändert)

Petiolus - Postpetiol G

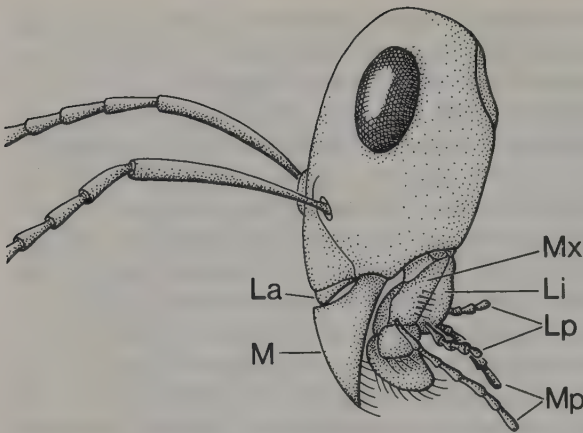


Abb. 1.3: Kopf einer *Formica lugubris*-Arbeiterin. La: Labrum; Li: Labium; Lp: Labialpalpen; M: Mandibel; Mp: Maxillarpalpen; Mx: Maxille (nach SUDD, 1967b, verändert)

dem Schenkelring (Trochanter), dem Oberschenkel (Femur), dem Unterschenkel (Tibia) und den Fußgliedern (Tarsen). Die Vorderbeine tragen zwischen der Tibia und dem ersten Tarsenglied einen Putzkamm.

Der Kopf der Ameisen trägt die Fühler (Antennen), die aus einem langen Anfangsglied, dem Scapus, und aus mehreren kürzeren Gliedern bestehen, die als Fühlergeißel bezeichnet werden. Die Fühlergeißel trägt eine Reihe verschiedenartiger Sinnesorgane, die noch genauer beschrieben werden. Die Fühler der Ameisen und darüber hinaus der Insekten allgemein gehen – ebenso wie die Mundwerkzeuge – ursprünglich auf Extremitäten zurück. Die Mundwerkzeuge der Ameisen (Abb. 1.3) bestehen aus der Oberlippe (Labrum), den Oberkiefern (Mandibel), den Unterkiefern (Maxillen) und der Unterlippe (Labium) mit der

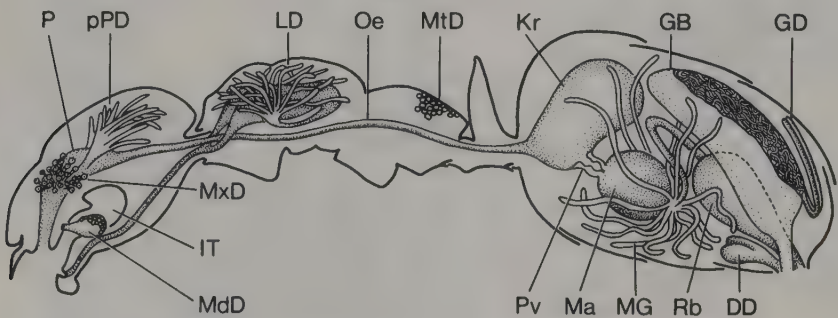


Abb. 1.4: Längsschnitt durch eine Waldameisen-Arbeiterin und Darstellung des Darmtrakts und der größeren Drüsen. DD: Dufoursche Drüse; GD: Giftdrüse; IT: Infrabuccaltasche; Kr: Kropf; LD: Labialdrüse; Ma: Magen; MdD: Mandibeldrüse; MG: Malpighi-Gefäße (Nierenschläuche); MtD: Metathorakdrüse; MxD: Maxillardrüse; Oe: Oesophagus; P: Pharynx; pPD: Postpharynxdrüse; Pv: Proventriculus; Rb: Rectalblase (Nach OTTO, 1962, verändert)



Zunge (Glossa). Die Mandibel sind bei den meisten Ameisenarten gezähnt und dienen als Universalwerkzeuge bei der Nahrungsaufnahme, beim Nestbau, beim Transport und auf verschiedene Weise bei der Verteidigung und beim Überwältigen von Beutetieren. Die Maxillen haben ebenfalls eine wichtige Funktion bei der Nahrungsaufnahme, dienen aber nicht wie die Mandibel zum Ergreifen und Zerkleinern der Nahrung, sondern vor allem der sensorischen Kontrolle. Dafür sind sie mit zahlreichen, vor allem geschmacksempfindlichen Sinnesorganen ausgestattet, die auf den Tastern (Palpen) liegen. Ebenfalls mit Tastern ausgestattet ist das Labium, das hauptsächlich der Aufnahme flüssiger Nahrung dient und eine wichtige Rolle bei der Weitergabe flüssiger Nahrung innerhalb der Kolonie (**Trophallaxis**) spielt.

Die Funktion der Drüsen wird bei späterer Gelegenheit noch ausführlicher dargestellt. An dieser Stelle sollen nur die Bezeichnungen und die Lage der wichtigsten Drüsen (Abb. 1.4) genannt werden. Im Kopfbereich liegen die Mandibel-, die Propharynx- (Maxillar-) und die Postpharynxdrüsen; die Labialdrüsen münden zwar auch im Kopfbereich aus, liegen aber selber im Thorax der Tiere. Ebenfalls im Thorax liegen die Metathorakal- oder Metapleuraldrüsen, die auch hier ausmünden. Die Drüsen des Hinterleibs bestehen hauptsächlich aus der Gift- und der Neben- oder Dufourschen Drüse. Bei den Arten einer besonderen Gruppe von Ameisen, den *Dolichoderinae*, sind diese Drüsen des Hinterleibs weitgehend zurückgebildet und mit der Anal- und der Pavanschen Drüse neue Drüsen entwickelt worden.

## 2 Einteilung und Stammesgeschichte der Ameisen

Bis zum Jahre 1968 wurden (nach BERNARD, 1968) 7600 rezente (zur Zeit lebende) Ameisenarten beschrieben, die die Familie der *Formicidae* bilden. Wie groß diese Familie tatsächlich ist, weiß man nicht, da auch heute immer wieder neue Arten beschrieben werden. Man kann die Zahl aller heute lebenden Ameisenarten daher nur schätzen, wobei die Schätzungen von BROWN zwischen 12000 und 14000 Arten liegen (nach WILSON, 1971).

Während die Ameisenfauna von Europa und Nordamerika schon relativ gut untersucht ist, hat man Grund zu der Annahme, daß besonders in tropischen Gebieten noch eine große Zahl bisher unentdeckter Arten lebt. Das geht aus Vergleichszahlen hervor, die KUTTER (1969) zusammengestellt hat. Danach sind unter den 110 in der Schweiz bisher nachgewiesenen Ameisenarten etwa 30 % Sozialparasiten (Arten, die mit Ameisen anderer Arten zusammenleben und von diesen profitieren). Die Zahl aller bisher beschriebenen sozialparasitischen Ameisen, die man überhaupt kennt, ist aber nicht größer als 200, was etwa 2 % der bekannten lebenden Ameisenarten entspricht. Von diesen stammen 56 % aus der paläarktischen Region, 27 % aus der nearktischen Region, 11 % aus der neotropischen Region und 6 % aus allen übrigen Regionen, also aus Afrika, Indien, China, Indonesien, Australien usw. – Da sich wenige Gründe dafür finden lassen, daß der Anteil der Sozialparasiten unter den Ameisen in Mitteleuropa besonders hoch ist – außer vielleicht, daß hier häufiger als in den Tropen dichte und homogene Wirtspopulationen vorliegen –, verdeutlichen diese Zahlen sicher zu einem großen Teil den unterschiedlichen Kenntnisstand der Ameisenfauna aus verschiedenen Gebieten.

Es ist schon mehrfach versucht worden, die große Zahl der bekannten Ameisenarten in verschiedene Unterfamilien einzuordnen, z.B. von EMERY (1910-1925), WHEELER (1923), CLARK (1951) und BROWN (1954). Wenn es nur darum ginge, diese Ameisenarten in Gruppen einzuteilen, damit sie geordnet sind, so wäre sicher eine Klassifizierung ebenso geeignet wie eine andere. Weil aber in der modernen Systematik die Klassifizierung einer Gruppe von Lebewesen Abbild ihrer stammesgeschichtlichen Entwicklung sein soll, so ist auch die heute am meisten anerkannte Einteilung von BROWN (1954) nur vorläufig und insoweit zuverlässig wie unser Wissen über die stammesgeschichtliche Entwicklung der Ameisen. – BROWN teilt die Familie der Ameisen in 9 Unterfamilien ein, in *Myrmeciinae*, *Pseudomyrmecinae*, *Dolichoderinae*, *Formicinae*, *Ponerinae*, *Cerapachyinae*, *Dorylinae*, *Leptanillinae* und *Myrmicinae*.

Die **Myrmeciinae** (Abb. 2.1) kommen fast ausschließlich in Australien vor. Sie sind, sowohl was ihre Anatomie als auch was ihr Verhalten betrifft, sehr urtümliche Ameisen. An urtümlichen anatomischen Merkmalen zeigen sie einen starken, gut entwickelten Stachel, die volle Entwicklung der in der Maximalzahl vorhandenen Hinterleibssegmente und die Maximalzahl der Glieder von Maxillar-, Labialtaster und Fühler. Weitere primitive Merkmale beziehen sich auf die Anatomie der Beine und der Flügel (bei den Geschlechtstieren). Primitive Merkmale

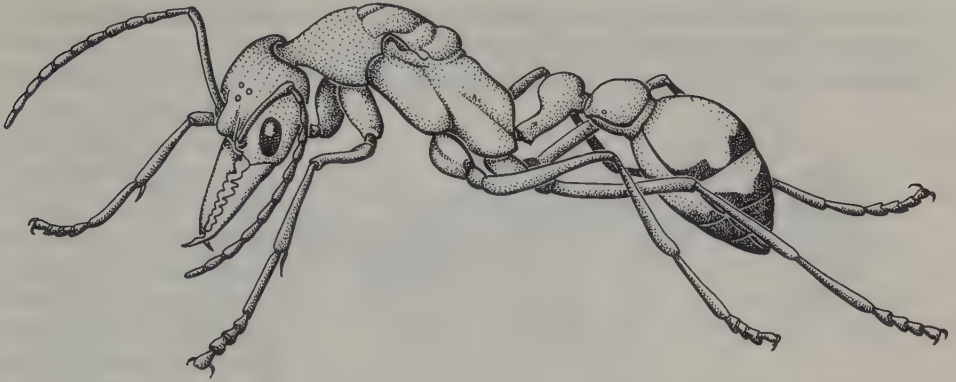


Abb. 2.1: Königin von *Myrmecia gulosa*, einer in Australien verbreiteten ursprünglichen Ameise (nach WILSON, 1971, verändert)

der Männchen betreffen hauptsächlich den Bau des Genitalapparates. Die verschiedenen Kasten der Königinnen und Arbeiterinnen sind oft durch eine Reihe von Zwischenformen verbunden. Im Verhalten der Myrmeciinen gilt als urtümlich, daß die Königinnen, die eine neue Kolonie gründen, während dieser Zeit auf Nahrungssuche gehen. Bei weiter entwickelten Gruppen von Ameisen sind verschiedene Möglichkeiten verwirklicht, diese für die entstehende Kolonie gefährlichen Ausflüge zu vermeiden. Erwachsene Myrmeciinen ernähren sich meist von Nektar, die Larven bekommen tote Insekten vorgelegt.

Die **Pseudomyrmecinae** leben in hohlen Zweigen von Bäumen der Tropen Asiens, Afrikas und Amerikas und sind obligatorische Baumbewohner. Es sind schmale Tiere, die wie die Myrmeciinen noch recht wespenähnlich aussehen und sehr unangenehm stechen können. Ihr Verbindungsstück zwischen dem Thorax und der Gaster ist in zwei Glieder, in den Petiolus und in den Postpetiolus, gegliedert. Im Verhalten zeigen sie die Fähigkeit, flüssige Nahrung aus ihrem Kropf direkt an Nestgenossen weiterzugeben (Trophallaxis). Auffallend ist in dieser Gruppe auch die Ausbildung eines »Stridulationsorgans« (s.u.).

Die **Ponerinae**, die ebenfalls einen gut entwickelten Stachel besitzen, sind eine äußerst heterogene Gruppe, die CLARK (nach BROWN, 1954) in insgesamt vier verschiedene Unterfamilien aufgeteilt hat, in die *Amblyoponinae*, *Discothyrinae*, *Odontomachinae* und in die *Ponerinae* im eigentlichen Sinn. BROWN (1954) erkennt diesen verschiedenen Gruppen (außer den *Ponerinae*) nur den Rang von Artgruppen (Tribus) zu. Besonders die Gruppe *Amblyoponini* enthält Arten mit noch sehr urtümlichen Merkmalen. Das Muster der Flügeladern und das Verbindungsstück zwischen Gaster und Thorax erinnert hier stark an primitive Wespen der Gruppe Tiphidae, besonders an *Anthobosca* und *Diamma* (BROWN, 1954). Die Abb. 2.2 zeigt die verschiedenen Kasten der erst kürzlich von GOTWALD und LÉVIEUX (1972) beschriebenen Art *Amblyopone pluto*. Hier ist deutlich zu erkennen, daß der Petiolus noch nicht vom Hinterleib abgesetzt ist. –



Am Verhalten der Ponerinen ist auffällig, daß sie meist oberirdisch und räuberisch leben. Einige Arten, besonders der Gattung *Onychomyrmex*, zeigen Anklänge an das Verhalten der Wanderameisen. Die Ponerinen sind zum größten

Teil in den Tropen verbreitet, während in Mitteleuropa nur sehr wenige Arten, wie *Ponera coarctata* und *Ponera punctatissima* vorkommen, wobei diese kleinen Tiere mit winzigen Kolonien bevorzugt in wärmeren Gegenden leben.

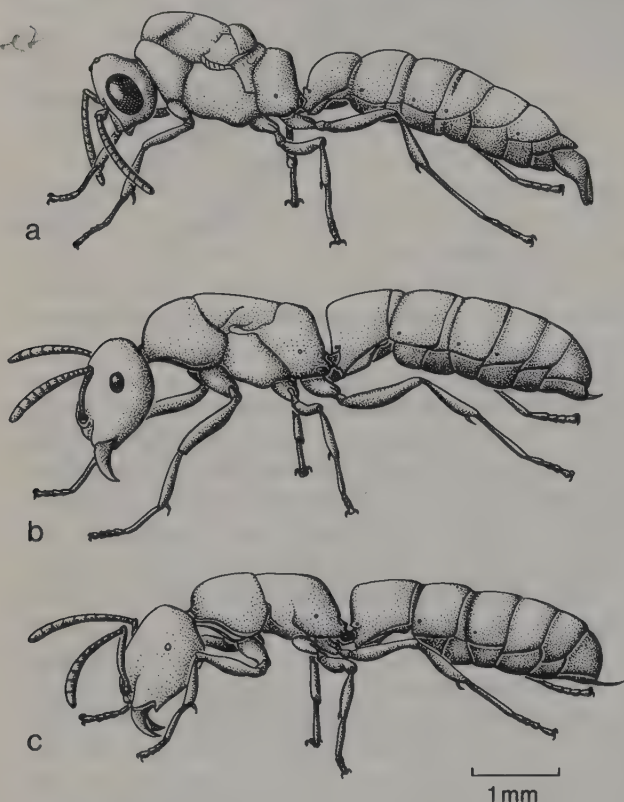


Abb. 2.2: *Amblyopone pluto*, eine urtümliche Ponerine; Männchen (a), Weibchen (b) und Arbeiterin (c) (nach GOTWALD und LÉVIEUX, 1972, verändert)

Die **Myrmicinae** haben ihren Namen von den Myrmidonen, jenen tapferen Kriegern, die Achilles gegen Troja mobilisierte und über deren Herkunft die Sage berichtet, daß Zeus sie aus einem Ameisenheer geschaffen habe. Diese Myrmicinen oder Knotenameisen, die auch bei uns weit verbreitet sind, erkennt man daran, daß sowohl ein Petiolus als auch ein Postpetiolus ausgebildet ist (vgl. Abb. 1.1). Bei tropischen Ameisen versagt dieses Kennzeichen, da die Myrmicinen es mit den Pseudomyrmecinen und einigen Dorylinen gemeinsam haben. Auffallend an dieser höher entwickelten Gruppe von Ameisen ist die Tendenz, pflanzliche Nahrung anzunehmen, was besonders bei den Blattschneiderameisen und den Körnerameisen ausgeprägt ist, die in diese Gruppe gehören. Bemerkenswert ist eine weitere Tendenz, die ein Kriterium der Entwicklungshöhe darstellt, die Reduktion des Stachels. Auf dieses interessante Phänomen werden wir später noch genauer eingehen. Unter den Myrmicinen verfügt etwa noch die Hälfte der annähernd 500 Arten über einen funktionstüchtigen Stachel.

*Blassschnecken*  
Körnerameisen

Die **Dorylinae** (Abb. 2.3) sind Wanderameisen, deren charakteristischer Rhythmus von stationärer- und Wanderphase durch die Entwicklung der Brut bestimmt wird. Alle Dorylinen haben nur eine Königin pro Kolonie, die immer

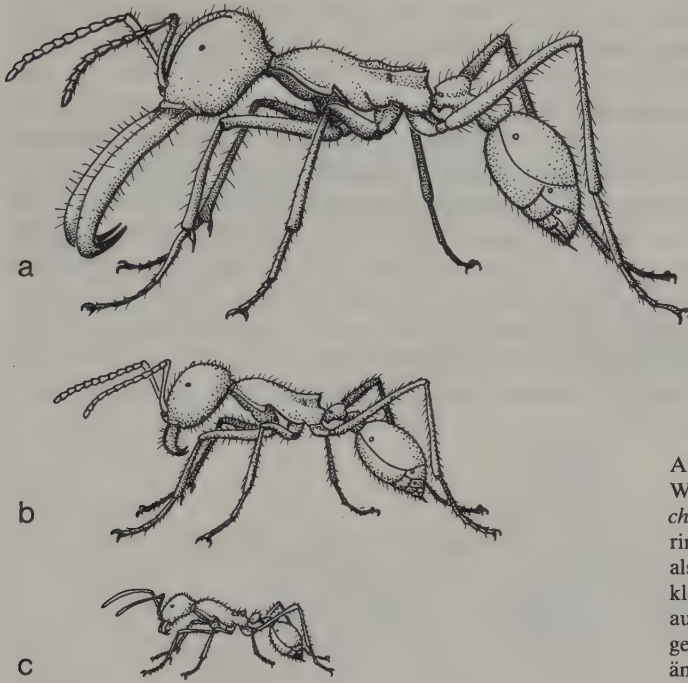


Abb. 2.3: Arbeiterinnen der Wanderameise *Eciton burchelli*. Die größten Arbeiterinnen (a) dienen der Kolonie als Soldaten, während die kleinsten Arbeiterinnen (c) ausschließlich die Brut pflegen (nach TOPOFF, 1972, verändert)

ungeflügelt ist und somit keinen Hochzeitsflug veranstalten kann. Die geflügelten Männchen weichen in ihrem Äußeren sehr stark von dem der Weibchen und Arbeiterinnen ab. BROWN (1954) nimmt an, daß die Dorylinen von den Ponerinen abstammen, schließt aber nicht aus, daß sie oder auch ein Teil von ihnen aus den Myrmeciinen hervorgegangen sind. Einige Autoren teilen die Dorylinen in zwei verschiedene Unterfamilien auf, in die in der Alten Welt verbreiteten *Dorylinae* und in die südamerikanischen *Ecitoninae* (z.B. MARKL, 1973a).

Die **Leptanillinae** sind winzige Ameisen – die Durchschnittsgröße aller Arbeiterinnen der Gattung *Leptanilla* liegt unter 1,5 mm –, die in kleinen Kolonien leben und möglicherweise auch Wanderungen veranstalten. Mit den üblichen Sammelmethode für Ameisen werden diese ›Winzlinge‹ gewöhnlich nicht entdeckt, und so weiß man bis heute noch sehr wenig über sie. Es werden bislang drei Gattungen unterschieden, *Leptanilla*, *Phaulomyrmex* und *Leptomisetes*. Gemeinsam ist ihnen, daß die Arbeiterinnen keine Augen haben und die Zahl der Maxillar- und Labialtaster reduziert ist. Die Weibchen sind flügellos und haben ebenfalls keine oder aber sehr kleine Augen. Die Männchen haben kurze und zahnlose Mandibel und sind geflügelt. Ihre Hinterflügel zeigen überhaupt keine, und ihre

Vorderflügel allenfalls sehr wenige Adern (Abb. 2.4). Der äußere Geschlechtsapparat der Männchen ist breit und nicht einziehbar. Besonders eigentümlich sind die Larven der Leptanillinen. Wie *Leptomisetes* haben alle bisher bekannten Larven der Leptanillinen im vorderen Teil des Körpers einen auf der Bauchseite gelegenen löffelähnlichen Anhang, auf den die Nahrung plaziert wird, die von den beständig raspelnden Mandibeln der Larven in den Mund befördert wird (KUTTER, 1948).

Die **Cerapachynae** haben ihre Stellung als eigene Unterfamilie noch nicht sicher. Es ist durchaus möglich, daß sie wieder als Artengruppe (Tribus) den Ponेरinen zugesellt werden, wie noch bei BROWN und NUTTING (1950). BROWN (1954) führt sie, obwohl noch nicht restlos überzeugt von seiner Einteilung, als eigene Unterfamilie. Soweit man bis heute diese seltsame Ameisengruppe kennt, ernähren sich alle Cerapachynen von anderen Ameisen, die sie meist als Larven oder Puppen erbeuten. Einige Arten wie *Cerapachys opaca* (Neuguinea) und *Phyracaces cohici* (Neukaledonien) ernähren sich auch von ausgewachsenen Tieren (Imagines), wobei man bislang noch nicht weiß, wie wählerisch sie dabei sind, ob sie sich also auf bestimmte Arten spezialisiert haben oder nicht (WILSON,

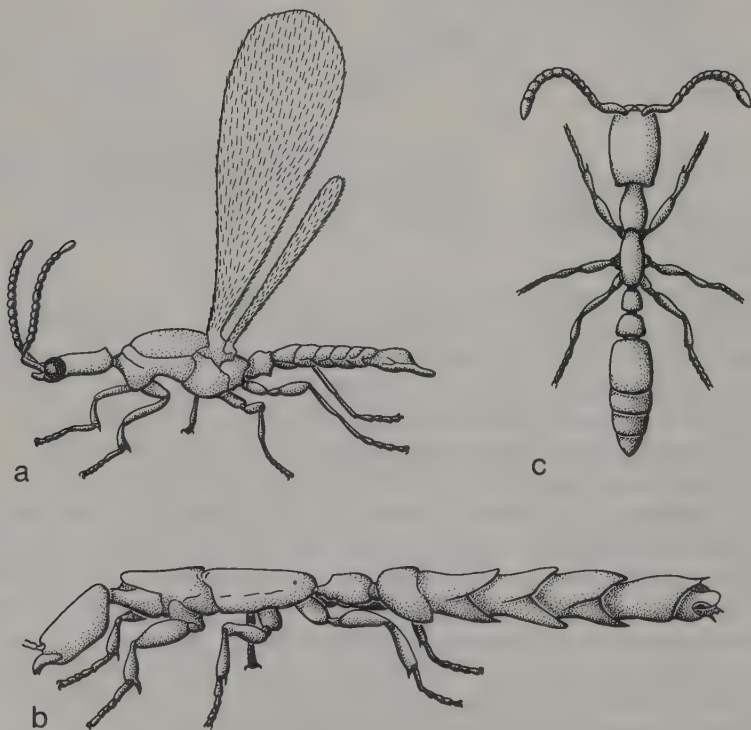


Abb. 2.4: Männchen (a) von *Leptanilla minuscula* und Weibchen (b) und Arbeiterin (c) von *Leptanilla revelieri* (nach WHEELER, 1910, verändert)



1958c). Einige Arten der Cerapachynen gehen in Gruppen auf die Jagd, wie noch genauer beschrieben wird.

Die **Dolichoderinae** und die **Formicinae** zählen zu den am weitesten entwickelten Ameisen. Während die Formicinen in Mitteleuropa durch eine Vielzahl von Arten vertreten und weit verbreitet sind – alle Waldameisen (Gattung *Formica*), Roßameisen (*Camponotus*) und Wegameisen (*Lasius*) gehören z.B. hierher –, gibt es wenige Dolichoderinen, wie etwa *Dolichoderus quadripunctatus* und *Tapinoma erraticum*, die nur in wärmeren Gegenden zu finden sind. Bei beiden Unterfamilien ist der Stachelapparat zurückgebildet. Im typischen Fall sind die Formicinen (Schuppenameisen), jedenfalls die europäischen Arten, leicht daran zu erkennen, daß der Petiolus die Form einer Schuppe hat und kein Postpetiolus ausgebildet ist (vgl. Abb. 1.2).

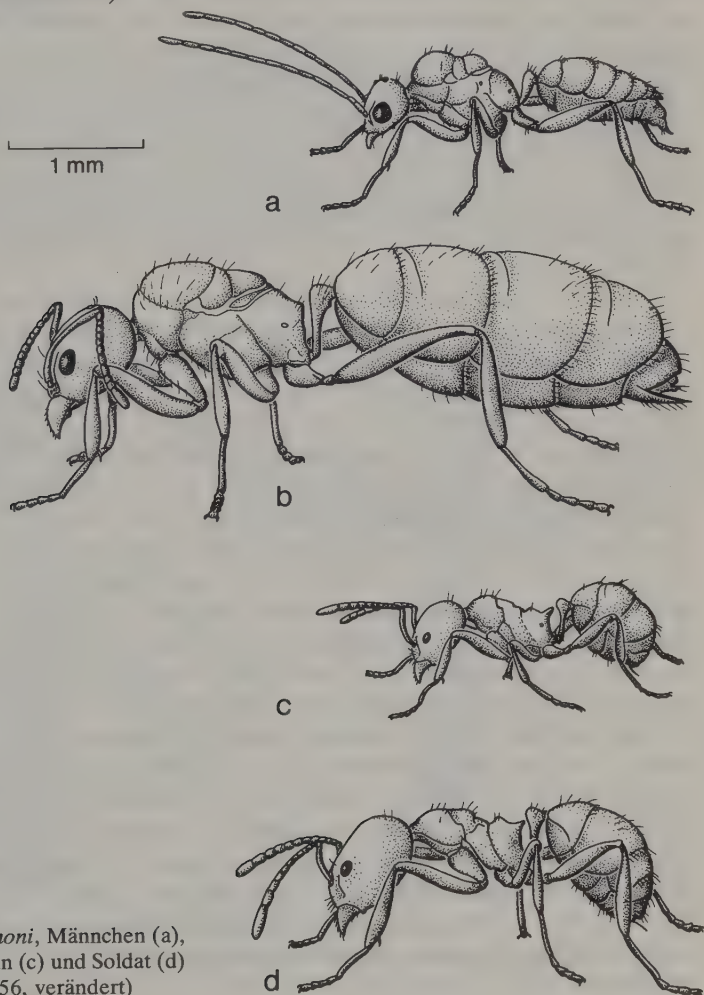


Abb. 2.5: *Aneuretus simoni*, Männchen (a), Weibchen (b), Arbeiterin (c) und Soldat (d) (nach WILSON et al., 1956, verändert)

Zusätzlich zu diesen neun Unterfamilien werden heute meist die **Aneuretinae** als weitere Unterfamilie genannt. Diese Gruppe, mit der Gattung *Aneuretus* und den ausgestorbenen Gattungen *Proaneuretus*, *Paraneuretus* und *Mianeuretus*, ist deshalb von besonderem Interesse, weil sie entwicklungsgeschichtlich zwischen den primitiven Myrmeciinen und den weiter entwickelten Dolichoderinen steht. Allerdings wußte man bis vor wenigen Jahren von dieser Ameisengruppe so wenig wie über kaum eine andere. Die einzige bekannte Art der Aneuretinen, die heute noch lebt, *Aneuretus simoni* (Abb. 2.5), kannte man bis zum Jahre 1955 nur von drei Fundorten auf Ceylon. Der Ertrag dieser Funde bestand aus nicht mehr als fünf oder sechs Exemplaren, die in verschiedenen Museen der Welt aufbewahrt wurden. Erst als WILSON 1955 auf Ceylon insgesamt 20 Nester fand und dabei die verschiedenen Entwicklungsstadien und Kasten erbeuten konnte, war es möglich, die innere Anatomie dieser Tiere, ihre Ökologie und ihr Verhalten zu untersuchen (WILSON et al. 1956). Die Zwischenstellung der Aneuretinen zwischen den Myrmeciinen und den Dolichoderinen wurde durch die vergleichenden Untersuchungen der Mundwerkzeuge (GOTWALD, 1970) und des Giftapparates (HERMANN, 1968) bestätigt. Nach den Feldbeobachtungen von WILSON ist *Aneuretus* meist nachtaktiv und räuberisch; ihre Larven erhalten die Beutetiere nach Art vieler primitiver Ameisen als ganze vorgeworfen. In künstlichen Nestern nehmen die Arbeiterinnen auch Zuckerwasser an und verfüttern es an die Nestgenossen weiter.

Schließlich kennt man seit wenigen Jahren eine elfte, allerdings ausgestorbene Unterfamilie der Ameisen, die **Sphecomyrminae**. Bis zum Fund der ersten und bislang einzigen Vertreter dieser Unterfamilie, die man als Einschlüsse in Bernstein entdeckte, reichten die Fossilfunde von Ameisen etwa 40-50 Mio. Jahre zurück (WHEELER, 1914). WILSON und TAYLOR beschrieben 1964 eine fossile Ameisenkolonie der Gattung *Oecophylla* aus dem frühen Miozän in Kenia, die damit auch nicht weiter zurückreichte, dafür aber die verschiedenen Arbeiterinnen-Unterkasten enthielt, wie sie auch heute noch in dieser Gattung vorkommen. Damit zeigt dieser Fund nicht nur das hohe Alter dieser Gattung, sondern zugleich auch, daß sich ein spezifisches soziales System bei Ameisen über mindestens 30 Mio. Jahre erhalten hat. Eine Antwort auf die Frage nach den Vorfahren der Ameisen brachte dieser Fund natürlich nicht, und man suchte lange vergebens nach älteren Vertretern. Zwei Gesteinssammler, Mr. und Mrs. FREY, fanden dann eines Tages am Grunde eines Felsens bei Cliffwood in New Jersey einen Brocken Bernstein aus der oberen Kreide, der ziemlich brüchig war. Zwei Bruchstücke davon enthielten Insekten, darunter zwei gut erhaltene Ameisen-Arbeiterinnen (Abb. 2.6), die als *Sphecomyrma freyi* beschrieben wurden (WILSON et al., 1967). Das Alter dieses Fundes wurde mit 100 Mio. Jahren angegeben. Damit hatte man gut erhaltene fossile Ameisen entdeckt, die doppelt so alt waren wie die ältesten der bis dahin bekannten Funde. Mit ihrem Alter von 100 Mio. Jahren war *Sphecomyrma freyi* nicht nur die erste bekannte Ameise aus dem Erdmittelalter, sondern zugleich auch das erste mesozoische soziale Insekt überhaupt, das erhalten blieb.



Abb. 2.6: *Sphecomyrma freyi*, die erste bekannte mesozoische Ameise (nach WILSON, CARPENTER und BROWN, 1967, verändert)

Der Fund von *Sphecomyrma* ist ein wichtiger Hinweis darauf, daß die Ameisen sehr wahrscheinlich von Wespen der Gruppe der *Tiphiidae* abstammen, speziell von solchen, denen die heute lebende Gattung *Methocha* (Abb. 2.7) am ähnlichsten ist. Damit ist die Hypothese von MORLEY (1938), die auf EMERY (1896) und FOREL (1921–1923) zurückgeht, widerlegt, daß nämlich die *Mutillidae* (Ameisenwespen) die Vorfahren der Ameisen gewesen seien. Dagegen hielten schon WHEELER (1928) und BROWN und NUTTING (1950) die Tiphiiden für die wahr-

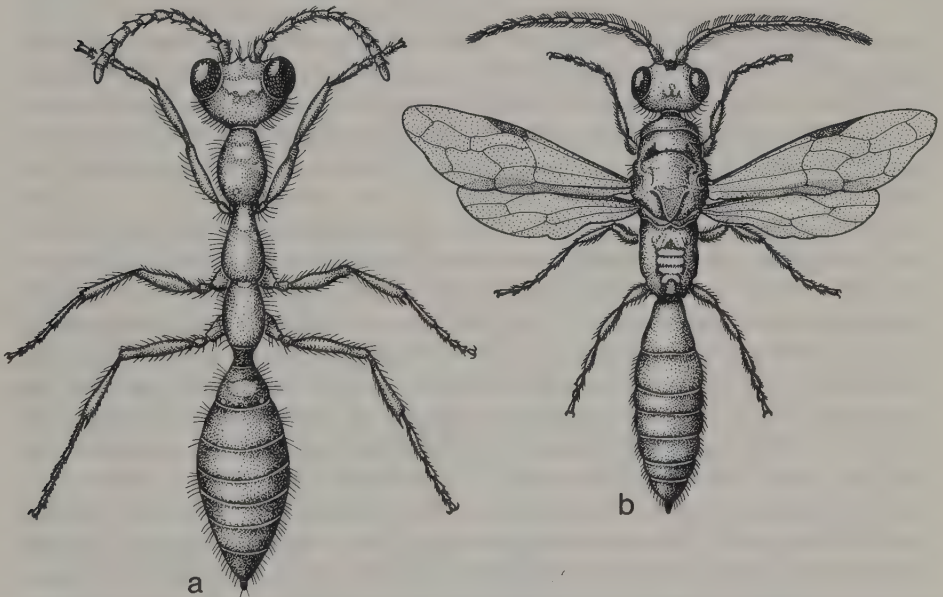


Abb. 2.7: Weibchen (a) und Männchen (b) der zu den Tiphiiden gehörenden Wespe *Methocha fimbri-cornis*, die auf den Philippinen verbreitet ist (nach WILSON, 1971; aus F. X. WILLIAMS, 1919)



scheinlichsten Vorfahren der Ameisen. WHEELER schloß allerdings ausdrücklich neben den *Mutillidae* auch *Methocha*, mit dem Hinweis auf die Flügellosigkeit der Weibchen, als Ameisenvorfahren aus.

An typischen ameisenähnlichen Merkmalen zeigt *Sphecomyrma* vor allem die Metathorakaldrüse, ein gemeinsames Kennzeichen nahezu aller Ameisen und die ameisenähnliche »Taille« mit vollständig abgesetztem Petiolus. Wespenähnlich dagegen sind noch die Antennen von *Sphecomyrma* und ihre sehr kurzen und schwach bezahnten Mandibel.- Nach den relativ geringen Unterschieden zwischen *Sphecomyrma* und den Tiphiiiden vermuten WILSON et al. (1967), daß die soziale Evolution der Ameisen in verhältnismäßig kurzer Zeit erfolgte.

Vergleicht man die *Sphecomyrminae* mit den übrigen Unterfamilien der Ameisen, so steht *Sphecomyrma* näher bei den Myrmeciinen als bei *Amblyopone* und anderen Gattungen der Ponerinen, von denen man früher glaubte, sie seien ebenso ursprünglich wie die Myrmeciinen.

Über die Stammesgeschichte innerhalb der Familie der Ameisen gibt es zwei verschiedene Vorstellungen. Nach WHEELER (1928) repräsentieren die Ponerinen die ursprünglichste Gruppe, aus der sich alle übrigen Unterfamilien heraus entwickelt haben. Nach BROWN (1954) dagegen haben sich die Ameisen früh in ihrer Entwicklung in zwei verschiedene Gruppen aufgespalten, in den »poneroiden« und in den »myrmecioiden« Komplex. In der einen Gruppe entwickelten sich nach BROWN aus den Ponerinen die Leptanillinen, die Dorylinen und die Myrmecinen, in der anderen Gruppe aus den Myrmeciinen bzw. den *Sphecomyrminen* die Pseudomyrmecinen, die Aneuretinen, die Dolichoderinen und die Formicinen. Einen hypothetischen Stammbaum der Ameisen, der auf den Vorstellungen von BROWN basiert, bringt die Abb. 2.8. Nach den Untersuchungen von MARKL (1973a) fallen die Pseudomyrmecinen aber aus dem myrmecioiden Komplex heraus, weil sie als einzige Gruppe dieses Komplexes ein Stridulationsorgan ausgebildet haben, das sonst nur bei Vertretern des poneroiden Komplexes vorkommt.

Die Hypothese von WHEELER wurde von ROBERTSON (1968) gestützt, der den Giftapparat bei einigen Gruppen der Hymenopteren verglichen hat. Die Hypothese von BROWN wird dagegen durch die Untersuchungen von EISNER (1957; vgl. auch EISNER und WILSON, 1952 und EISNER und BROWN, 1958) gestützt, der den Proventriculus verschiedener Ameisengruppen verglich. Der Proventriculus verbindet die beiden zentralen Kammern des Verdauungstraktes, den Kropf und den Mitteldarm bei Hymenopteren und vielen anderen Insekten (vgl. Abb. 1.4). Während die Verdauung im Mitteldarm stattfindet, hat sich bei den sozialen Insekten der Kropf zu einem »sozialen Magen« entwickelt, in dem Nahrung gespeichert und an Nestgenossen weitergegeben wird. Der Proventriculus besteht aus einem muskulären kugelförmigen Teil, dem Bulbus, der mit dem Kropf durch eine kreuzförmige Öffnung und mit dem Mitteldarm durch ein schmales, langgezogenes Ventil verbunden ist. Er hat die Aufgabe, die im wesentlichen flüssige Nahrung vom Kropf in den Mitteldarm zu pumpen.

GOTWALD (1969) hat die stammesgeschichtlichen Zusammenhänge zwischen

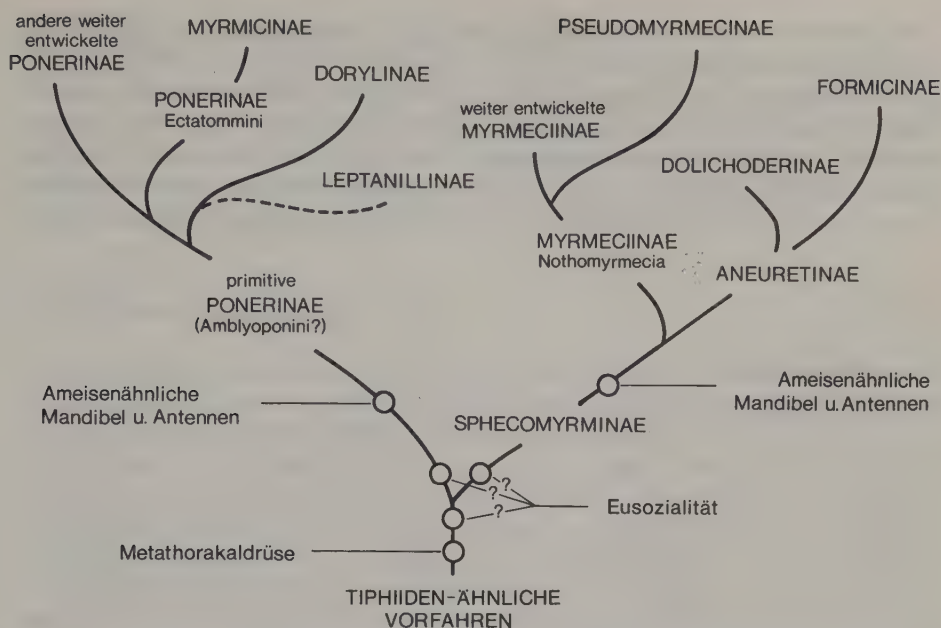


Abb. 2.8: Hypothetischer Stammbaum der Ameisen, der die verwandtschaftlichen Beziehungen der verschiedenen Unterfamilien darstellt (nach WILSON, CARPENTER und BROWN, 1967)

den Ameisenunterfamilien durch einen Vergleich der Mundwerkzeuge untersucht. Dabei zeigte sich u.a. die nahe Verwandtschaft der Cerapachynen mit den Ponerinen, deren Mundwerkzeuge sich nur in einem Merkmal unterschieden. Dennoch zögerte auch GOTWALD, die Cerapachynen zu den Ponerinen zu setzen. Für eine Entscheidung zwischen der Hypothese von WHEELER (1928) und BROWN (1954) brachte die Arbeit von GOTWALD keine Klärung. Der Vergleich der Mundwerkzeuge spiegelt weder die tiefe Kluft wider, die von BROWN zwischen den Myrmeciinen und den Ponerinen gefordert wird, noch macht er eine hinreichende Verbindung deutlich zwischen den Ponerinen und den Formicinen, zur Stützung der Hypothese von WHEELER. Man sieht also, daß noch weitere vergleichende Untersuchungen notwendig sind, bis man zu einem abschließenden Urteil über die Stammesgeschichte der Ameisen kommt. Wieweit hier Vergleiche der Chromosomenzahl (CROZIER, 1970; HUNG et al., 1972), Vergleiche der Larvenformen (WHEELER und WHEELER, 1970) oder vergleichende Verhaltensuntersuchungen (z.B. BROWN und WILSON, 1959) weiterführen, wird sich zeigen. Außerdem besteht noch die Hoffnung auf künftige Fossilfunde zur Klärung der Stammesgeschichte der Ameisen. So sind weitere Funde z.B. im kanadischen Bernstein zu erwarten, der im Flußgebiet des Saskatchewan River gefunden wird (MC ALPINE und MARTIN, 1966). In diesem Bernstein aus der oberen Kreide wurden schon interessante Einschlüsse anderer Insekten entdeckt, und es ist möglich, daß hier auch weitere mesozoische Ameisen gefunden werden. Eben-

falls aus der Kreide stammt ein Bernstein, der in der arktischen Küstenebene Alaskas gefunden wurde (HURD et al., 1958), wobei das Alter allerdings nicht genau bekannt ist. Im Libanon schließlich wird ein fossiles Harz aus der unteren Kreide gefunden, in dem man neben anderen Einschlüssen auch eine Ameise entdeckt hat, die aber noch nicht beschrieben wurde (HENNIG, 1969). Dieser höchst interessante Ameisenfund aus der unteren Kreide zeigt, daß die Ameisen schon vor der Kreidezeit, also vor mehr als 135 Mio. Jahren entstanden sind.



## 3 Die Sinnesorgane der Ameisen

Für das Sozialleben der Ameisen sind differenzierte und vielfältige Sinnesorgane deshalb wichtig, weil auch die Signale der Sozialpartner aus verschiedenartigen optischen, chemischen und mechanischen Signalen bestehen können (vgl. Kap. 5). Darüber hinaus sind Sinnesorgane notwendig für die Orientierung der Ameisen, die Inhalt des 4. Kapitels ist.

### 3.1 Sinnesorgane der Fühler

Die Fühler der Ameisen bestehen aus dem verlängerten Anfangsglied (Scapus) und aus bis zu 12 kürzeren Gliedern, die zusammen die Fühlergeißel bilden. Das erste Geißelglied, das als Pedicellus bezeichnet wird, enthält das sog. »Johnston-sche Organ«, ein mechanoreceptorisches Sinnesorgan. Weitere Sinnesorgane liegen in großer Zahl hauptsächlich auf der Oberfläche der Fühlergeißel. Die Beweglichkeit der Fühler, die bei Ameisen sofort auffällt, wird im wesentlichen durch zwei Gelenke erreicht, durch ein Kugelgelenk zwischen dem Scapus und der Kopfkapsel (vgl. Abb. 3.4) und durch ein Scharniergelenk zwischen dem Scapus und dem Pedicellus. Diese gelenkig verbundenen Teile können durch Muskelkraft gegeneinander bewegt werden. Die weiteren Geißelglieder enthalten keine Muskeln, und die begrenzte Beweglichkeit dieser Segmente untereinander beruht auf Druckänderungen der Blutflüssigkeit (Hämolymphe).

Die Sinnesorgane der Ameisenfühler wurden schon vor über 100 Jahren von FOREL (1874) untersucht; er unterschied zwischen fünf verschiedenen Typen: 1) Leydig'sche Kegel oder Riechkolben, 2) feine, blasse, zugespitzte Tasthaare, 3) lange, feine Borsten, die nahe der Einlenkungsstelle umgeknickt sind und folglich der Antennenoberfläche parallel laufen, 4) champagnerpfropfähnliche Organe und 5) flaschenförmige Organe.

Durch die Bezeichnung »Riechkolben« und »Tasthaare« hat FOREL den Ereignissen allerdings vorgegriffen, denn bis dahin gab es noch keine exakten Untersuchungen zur Funktion dieser Sinnesorgane. In der Folgezeit ist man etwas vorsichtiger geworden und bezeichnete die »Riechkolben« als *Sensilla basiconica* und die »Tasthaare« als *Sensilla trichodea* (SCHENK, 1903). »*Sensilla trichodea*«, die durch eine Gelenkmembran mit der Fühleroberfläche verbunden sind, erhielten eine eigene Bezeichnung; sie wurden von SCHNEIDER und KAISSLING (1957) »*Sensilla chaetica*« genannt. Die umgeknickten Haare (FOREL) werden heute meist als »*Sensilla trichodea curvata*« (KRAUSSE, 1907), die champagnerpfropfförmigen Organe als »*Sensilla coeloconica*« und die flaschenförmigen Organe als »*Sensilla ampullacea*« bezeichnet.

Die verschiedenen Typen von Sinnesorganen auf den Antennen von Ameisen und deren Verteilung auf den Fühlern wurden später von DUMPERT (1972b) genauer untersucht. Er fand auf den Antennen der »glänzend schwarzen Holzameise« (*Lasius fuliginosus*) außer den schon von FOREL nachgewiesenen Typen der

Sensilla chaetica, *S. trichodea curvata*, *S. basiconica*, *S. coeloconica* und *S. ampullacea* noch *S. chaetica* und *S. campaniformia*, die in der Abbildung 3.1 zusammengestellt sind. Diese verschiedenen Sensillentypen finden sich alle auf der Fühlergeißel und liegen dort bevorzugt auf den Spitzensegmenten. Die hinteren Segmente der Fühlergeißel und vor allem der Scapus tragen fast ausschließlich Sensilla chaetica. Auf den Antennen anderer Ameisenarten, auch aus verschiedenen Unterfamilien, wie bei *Myrmica laevinodis* (Myrmicine) und *Dolichoderus quadripunctatus* (Dolichoderine), liegen dieselben Sensillentypen und diese auch in der gleichen Verteilung wie bei *Lasius (Dendrolasius) fuliginosus*. Ein von KÜRSCHNER (1969) beschriebener Sensillentyp mit »keimlingsartigem Längsschnitt« ließ sich dagegen ebenso wenig bestätigen (DUMPERT, 1972b) wie ein »neuer Sensillentyp«, den MASSON und ihre Mitarbeiter (1972) für *Camponotus vagus* beschreiben (WALTER, pers. Mitteil.).

Insgesamt liegen auf der ca. 2 mm langen Fühlergeißel einer *Lasius (Dendrolasius) fuliginosus*-Arbeiterin etwa 3000 Sensillen, von denen die meisten Sensilla chaetica sind. Mit weitem Abstand folgen die *S. trichodea curvata*, dann die *S. trichodea*, die *S. basiconica* und schließlich die übrigen Sensillentypen, die nur vereinzelt vorkommen. Die Männchen von *Lasius fuliginosus* haben zwar entsprechend der geringeren Oberfläche ihrer Fühlergeißel weniger Sensillen, es finden sich dort aber dieselben Typen wie bei den Arbeiterinnen.

Ameisenarten, die nur kümmerliche oder gar keine Augen besitzen, wie die meisten Dorylinen, haben mehr und weit dichter stehende Sensillen auf ihren Fühlern als andere Ameisen mit gut entwickelten Augen (WEILER, 1936; STUMPER, 1955a).

Vergleicht man den Bau der verschiedenen Sensillen auf der Ameisenantenne, dann fallen die *Sensilla coeloconica* und besonders die *S. ampullacea* dadurch aus dem Rahmen, daß sie unter die Oberfläche der Antenne versenkt sind. Beim *S. coeloconicum* liegt ein kegelförmiger Körper relativ dicht unter der Oberfläche in einer Grube, beim *S. ampullaceum* ein etwas längeres Sinneshaar meist wesentlich weiter unter der Fühleroberfläche und ist mit dieser durch einen Kanal verbunden (Abb. 3.2). Die Öffnung in die Grube des *S. coeloconicum* und in den Kanal, der zum *S. ampullaceum* führt, hat einen Durchmesser von nur 0,5 µm. Diese Gebilde, die ursprünglich von FOREL entdeckt wurden, haben das besondere Interesse vieler Autoren erweckt (PRELINGER, 1940; JAISSE, 1969, 1970; MASSON und FRIGGI, 1971a,b), und es ist über deren Funktion viel gerätselt und spekuliert worden.

Die Funktion einzelner Sinnesorgane auf den Fühlern von Ameisen nachzuweisen ist, wie bei den meisten anderen Insekten, dadurch erschwert, daß die verschiedenen Sensillentypen auf den Fühlern gemischt vorkommen. Es ist deshalb nicht möglich, einzelne dieser Sensillentypen durch Amputation von Fühlerstücken oder auf andere Weise auszuschalten und dann im Verhalten zu prüfen, welche Sinnesleistung ausfällt. Die einzige sichere Methode liefert die Elektrophysiologie. Dabei werden mit äußerst feinen Elektroden die Aktionspotentiale der Sinneszellen einzelner Sensillen abgeleitet und soweit verstärkt, daß man sie auf

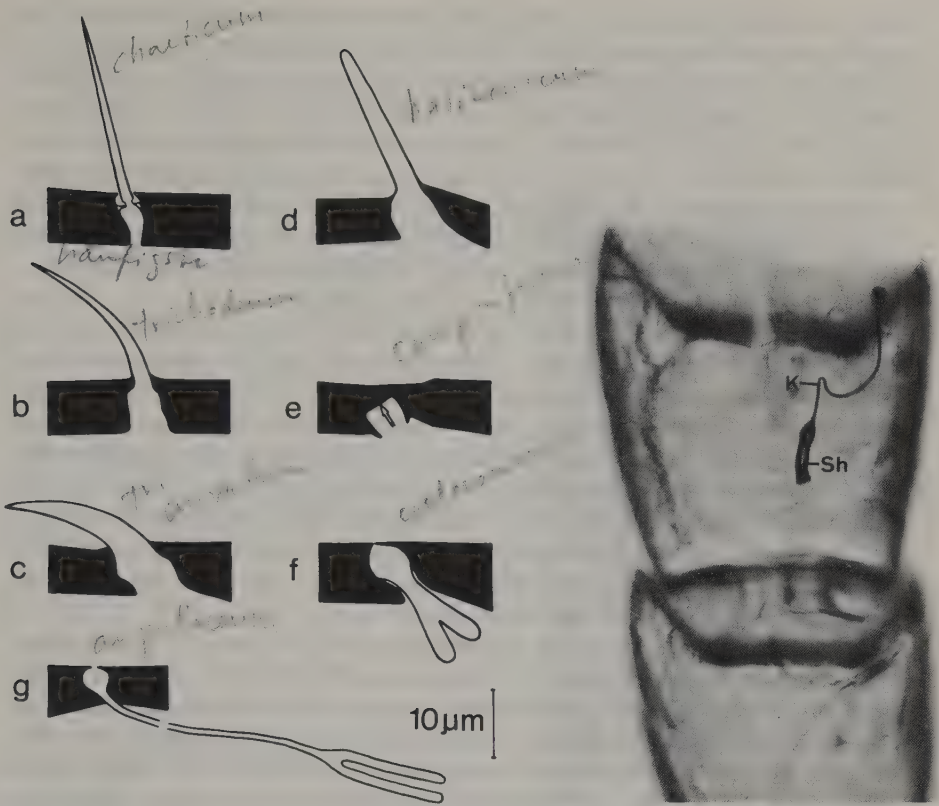


Abb. 3.1 (links): Schemazeichnung der cuticularen Strukturen der antennalen Sensillen von *Lasius fuliginosus*: a: Sensillum chaeticum; b: S. trichodeum; c: S. trichodeum curvatum; d: S. basicicum; e: S. campaniforme; f: S. coeloconicum; g: S. ampullaceum (aus DUMPERT, 1972b) □ Abb. 3.2 (rechts): Zweites und Teil des dritten Antennensegments einer Arbeiterin von *Lasius fuliginosus* mit Sensillum ampullaceum. K: Kanal, der die Verbindung zur Antennenoberfläche herstellt; Sh: Sinneshaar (aus DUMPERT, 1972b)

einem Oscillographen erkennen kann. Bietet man nun den Sensillen verschiedenartige Reize an, wie z.B. Duftstoffe, Kohlendioxyd, Feuchtigkeit, Licht, Wärme, Kälte u.a., dann kann man an der Frequenzänderung der abgeleiteten Aktionspotentiale erkennen, worauf die Sensillen reagieren, und daraus auf ihre Funktion schließen.

Mit dieser Methode, die sich schon für die Ermittlung der Funktion anderer Insektensensillen als fruchtbar erwiesen hat, konnte DUMPERT (1972a,b) bei *Lasius (Dendrolasius) fuliginosus* zeigen, daß die Sensilla trichodea curvata, die S. trichodea und die S. basiconica Riechsinnesorgane sind, wobei die mindestens 30 Sinneszellen der Sensilla trichodea curvata spezialisiert auf bestimmte chemische Stoffgruppen (Ketone, Fettsäuren, Alkohole usw.) antworten. Eine dieser Sin-



neszellen reagiert spezifisch auf die Alarmsubstanz dieser Art (Undecan). Die *Sensilla campaniformia* reagieren auf Spannungsänderungen der Cuticula und die *S. chaetica* auf das mechanische Abbiegen der Borsten und dienen sehr wahrscheinlich als Tastorgane. Bei den morphologischen Untersuchungen (DUMPERT, 1972b) zeigte sich, daß zu den mechanoreceptorischen Sinneszellen, die an der Basis der Sensillen enden, zumindest bei einigen *S. chaetica* noch weitere Sinneszellen hinzukommen, die bis in die Spitze des Haares reichen. Außerdem ließ sich zeigen, daß wenigstens bei einigen *Sensilla chaetica* von der Spitze aus Farblösung in die Sinnesborste eindringt, was darauf schließen läßt, daß sie dort eine Öffnung haben, wie es für Geschmacksborsten typisch ist.

Die Funktion der von den übrigen Sensillen in ihrem Bau abweichenden *Sensilla coeloconica* und *S. ampullacea* ist schwieriger zu ermitteln, da sie von außen nur mit anderen Mitteln sichtbar zu machen sind, als man sie bei den elektrophysiologischen Versuchen anwenden kann. Aufgrund weniger gelungener Ableitungen läßt sich aber sagen, daß die *Sensilla ampullacea* sehr wahrscheinlich reine Kohlendioxydreceptoren sind, während die *S. coeloconica* u. a. auf Temperaturerhöhung antworten. Ob unter den drei Sinneszellen dieser *S. coeloconica* oder auch unter den Sinneszellen anderer Sensillentypen noch Feuchtigkeits- und Kältereceptoren sind, die auf den Fühlern anderer Insekten schon nachgewiesen wurden, läßt sich noch nicht sagen.

In Verhaltensversuchen wurde schon gezeigt, daß Ameisen verschiedene Temperaturen unterscheiden können. Das ist wichtig für die Ameisen. Sie sind dadurch in der Lage, sich an den Orten aufzuhalten, die ihrer Optimaltemperatur am besten entsprechen. Auch die Entwicklung der Larven wird von der Temperatur beeinflusst. Sie entwickeln sich am besten zwischen 23°C und 29°C (STEINER, 1925) und werden von den Arbeiterinnen zu den Stellen im Nest transportiert, die diesem Temperaturbereich am ehesten entsprechen. HERTER (1924) hat mit Verhaltensversuchen zeigen können, daß Waldameisen-Arbeiterinnen Temperaturunterschiede von 1/4°C unterscheiden können.

Durch Verhaltensversuche wurde ebenfalls festgestellt, daß auf den Fühlern von Ameisen Geschmackssinnesorgane liegen. Um das zu beweisen, hat SCHMIDT (1938) Arbeiterinnen von *Myrmica ruginodis* mit dem Rücken nach unten auf eine Unterlage festgeklebt und verschiedene feste Stoffe und Flüssigkeiten (Wasser und Zuckerlösung) an die Fühler gehalten. Dabei zeigte sich, daß die Ameisen jeweils beim Kontakt ihrer Fühler mit einer Flüssigkeit ihre Unterlippe mit der Zunge vorstreckten. Für feinere Unterscheidungen reichte diese spontane Reaktion der Tiere nicht aus. Es ließ sich damit nicht erkennen, ob die Tiere zwischen verschiedenen Geschmacksstoffen unterscheiden können. Um das festzustellen – und darauf kam es ja in diesem Zusammenhang an –, hat SCHMIDT die Reaktion auf verschiedene Reize entweder belohnt oder bestraft. Streckten die Ameisen ihre Zunge auf eine Zuckerlösung hin heraus, dann bekamen sie von der Zuckerlösung zu trinken. Streckten sie aber die Zunge nach der Berührung der Fühler mit Wasser heraus, so bekamen sie eine Chininlösung, die eine heftige Abwehrreaktion der Tiere hervorrief. Nachdem diese Versuche



mehrfach wiederholt worden waren, lernten die Ameisen auf Wasser und Zuckerlösung unterschiedlich zu reagieren und zeigten damit, daß sie beide Flüssigkeiten mit den Fühlern unterscheiden können. Durch weitere Versuche hat SCHMIDT zusätzlich ausgeschlossen, daß die verschiedenen Flüssigkeiten von den Tieren nicht mit Hilfe von Mechanorezeptoren an der unterschiedlichen Viskosität unterschieden werden. Damit war gezeigt, daß auf den Fühlern von Ameisen Geschmackssinnesorgane liegen. Auf den Beinen der Ameisen liegen dagegen – im Gegensatz etwa zu Bienen und Fliegen – keine Geschmackssinnesorgane.

Auf Strahlenrezeptoren auf den Fühlern von Roßameisen (*Camponotus*) ist aus den Versuchen von HUG (1960) und MARTINSEN und KIMELDORF (1972) geschlossen worden. HUG hat die Ameisen mit Röntgenstrahlen behandelt und dabei beobachtet, daß die Tiere bei Dosen von 0,05 R/s mit Fühlerbewegungen und bei Dosen von 0,5 R/s mit einer Erhöhung ihrer Laufaktivität reagierten. MARTINSEN und KIMELDORF konnten Summenpotentiale von den Antennen ableiten, nachdem sie mit  $\beta$ -Strahlen von 62 mrad/s gereizt hatten. Diese Reizintensität ist aber so gewaltig – zum Vergleich: Die Toleranzdosis für die Bevölkerung liegt in der BRD bei 0,1 mrad/h für  $\beta$ - und  $\gamma$ -Strahlen –, daß hier sehr wahrscheinlich ein unphysiologischer Effekt vorliegt. Die außerordentliche Resistenz von Ameisen gegen Röntgenstrahlen zeigen Versuche von CADWELL (1973) und BROWER (1966). Dabei wurden junge Kolonien der amerikanischen Erntameise *Pogonomyrmex badius* ununterbrochen mit 18 R/s bestrahlt, ohne daß die Kolonien vertrieben oder in ihrer Entwicklung merklich gestört wurden.

Als weiteres Sinnesorgan liegt im Fühler von Ameisen und vielen anderen Insekten das Johnstonsche Organ. Es besteht aus einer Vielzahl von Sinneszellen, die zusammen mit Hilfsstrukturen im Inneren des Pedicellus liegen. Sie sind so angeordnet, daß sie das Abbiegen der Fühlergeißel gegenüber dem Pedicellus registrieren. Dieses Organ wurde von MASSON und GABOURIAUT (1973) mit dem Elektronenmikroskop bei *Camponotus vagus* genauer untersucht. Es enthält hier über 500 Sinneszellen.

Nach VOWLES (1954a) dient das Johnstonsche Organ bei Ameisen als Schweresinnesorgan, indem die Fühlergeißel durch die Schwerkraft abgebogen und diese Ablenkung vom Johnstonschen Organ registriert wird. Das schließt VOWLES aus seinen Versuchen mit *Myrmica laevinodis* und *M. ruginodis*, bei denen er Eisenspäne an Gaster, Thorax, Kopf und Fühler klebte und sie so laufen ließ, daß sie sich nach der Schwerkraft orientierten. Mit einem Magneten konnte er dann die gelenkigen Teile gegeneinander auslenken und stellte dabei fest, daß die Tiere nur dann eine neue Richtung einschlugen, wenn die Antennengeißel gegenüber dem Scapus ausgelenkt wurde.

Diese Deutung von VOWLES ließ sich aber nicht aufrechterhalten. Dagegen spricht zunächst, daß es äußerst ungünstig wäre, die Schweresinnesorgane ausschließlich in die Fühler zu verlegen, wo die Ameisen schon durch einen Luftstoß über die Richtung der Schwerkraft getäuscht werden könnten (BÜCKMANN, 1962). Außerdem wurde später bei *Myrmica laevinodis* gezeigt, daß sie auch ohne Fühler schwereorientiert laufen können (MARKL, 1962). Daraus geht ein-

deutig hervor, daß das Johnstonsche Organ für die Schwerkraftorientierung der Ameisen nicht notwendig ist. Die Versuche von VOWLES lassen sich aber gut damit vereinbaren, daß das Johnstonsche Organ, wie aus den Versuchen von MARKL (1962) hervorgeht, der Registrierung der Luftströmung dient.

### 3.2 Schweresinnesorgane

Obwohl Ameisen, wie alle Insekten, keine Statocyste besitzen, sind sie doch sehr wohl in der Lage, sich nach der Schwerkraft zu orientieren. Eine solche Orientierung spielt mit Sicherheit im Dunkeln der Nester eine wichtige Rolle, besonders in großen Nestern mit einer Vielzahl von Gängen und Kammern. Auch der Bau der Nester zeigt bei vielen Arten eine deutliche Orientierung der Gänge nach der Schwerkraft.

Die Genauigkeit, mit der sich Ameisen nach der Schwerkraft orientieren können, geht daraus hervor, daß schwerkraftorientierte Arbeiterinnen der Waldameise *Formica polyctena* eine Strecke von 100 mm Länge im Mittel mit einer Spurlänge von 104 mm durchlaufen. Die Ameisen laufen also beinahe auf einer Geraden; in Einzelfällen wurden auch völlig gerade Spurstücke gefunden. Die Richtung der Schwerkraft können Waldameisenarbeiterinnen noch bei einem Neigungswinkel von  $3,5^\circ$  erkennen (MARKL, 1962).

Über die Sinnesorgane, die eine solche Orientierung nach der Schwerkraft ermöglichen, wußte man lange Zeit hindurch nichts Genaues. Im Jahre 1959 konnten schließlich LINDAUER und NEDEL für die Honigbiene zeigen, daß hier Borstenfelder am Hals und an der Taille als Schweresinnesorgane wirken. Aufgrund der nahen Verwandtschaft zwischen Bienen und Ameisen lag es nahe, auch bei Ameisen nach Borstenfeldern zu suchen und gegebenenfalls zu prüfen, ob sie für die Schwerereception verantwortlich sind.

Tatsächlich fand MARKL bei den von ihm untersuchten Ameisen aus den Unterfamilien der Formicinen, Myrmicinen, Ponerinen, Dolichoderinen und Dorylinen zwischen 24 und 26 Borstenfelder, die z.T. paarig sind. Alle diese Borstenfelder liegen an Gelenken, wie die Abb. 3.3 am Beispiel der Waldameise *Formica polyctena* erkennen läßt. Gemeinsam ist allen diesen Borstenfeldern, daß sie aus dicht stehenden und etwa gleich langen Sinnesborsten bestehen. Unter dem Mikroskop erkennt man, daß die Stellen, die Borstenfelder tragen, heller sind als die umgebende Cuticula. Daraus kann man schließen, daß sie entweder dünner sind oder weniger Pigment enthalten. Die fortleitenden Fasern aller Sinneszellen eines Borstenfeldes führen in einer gemeinsamen Nervenfasern zum Zentralnervensystem.

Die Borstenfelder sind an den Gelenken so angeordnet, daß sie von einem je nach Gelenk verschiedenen Widerlager gereizt werden. Am Borstenfeld des Halsgelenks dient die Wand der Kopfkapsel, die den Kragen des Hinterhauptsloches umgibt, als Widerlager. Wie hier, so werden auch in allen anderen Fällen (vgl. Abb. 3.4) die Borsten dadurch gereizt, daß sie entsprechend der Stellung des

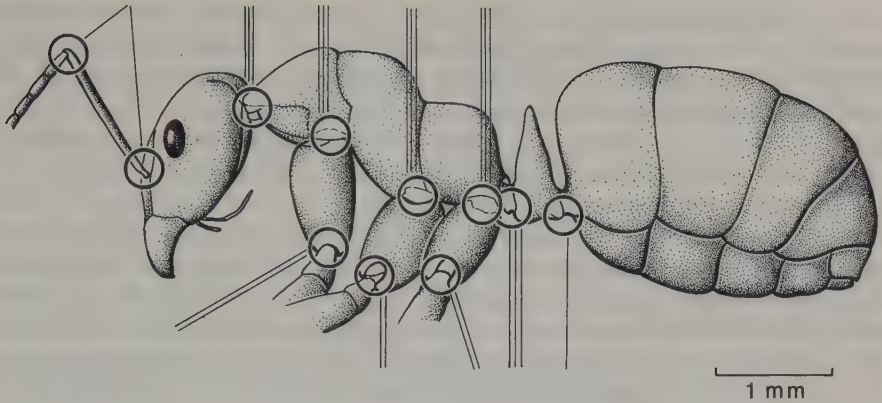


Abb. 3.3 (oben): Die Lage der verschiedenen propriozeptiven Borstenfelder einer Arbeiterin der Waldameise *Formica polyctena* (nach MARKL, 1962, verändert)

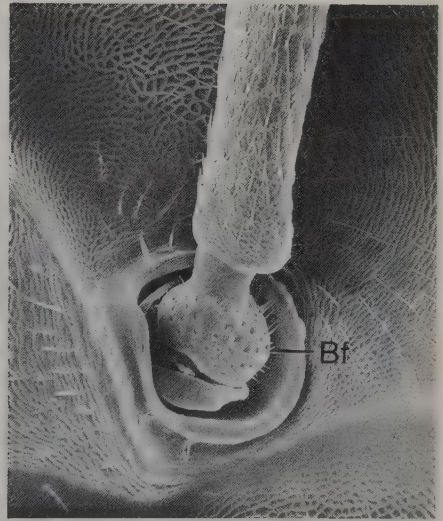


Abb. 3.4 (rechts): Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme des Borstenfeldes (Bf) am Kugelgelenk zwischen dem Fühler und der Kopfkapsel einer Wegameise (Photo: W. GNATZY)

Gelenks unterschiedlich stark abgebogen werden. Sie dienen somit als »Proprioceptoren«, die die jeweilige Stellung des betreffenden Gelenks anzeigen.

MARKL (1962) hat die verschiedenen Borstenfelder dadurch ausgeschaltet, daß er die Gelenke verklebte oder die Borsten absengte. In einem besonderen Test zeigte sich dann, daß bei *Formica polyctena* die Borstenfelder an den Fühler-, Hals-, Petiolus-, Gaster- und Coxalgelenken als Schweresinnesorgane dienen. Die Schwerkraft wirkt auf die verschiedenen Gelenke ein und lenkt sie, je nach der Richtung der Schwerkraft, unterschiedlich aus. Durch die propriozeptiven Gelenkborsten kann von den Tieren die Stellung der Gelenke und damit zugleich die Richtung der Schwerkraft ermittelt werden.

Von den fünf genannten Gelenksystemen reicht jedes für sich allein zur Schwere-reception aus. Fällt aber nur ein Borstenfeld aus, dann wirkt sich das allerdings



nur geringfügig auf die Schwerereception aus. Am meisten leistet das paarige Borstenfeld am Halsgelenk, das somit am wichtigsten für die Schwerereception ist. Die Beiträge der übrigen Borstenfelder zeigen nur geringe Unterschiede. Nach den Versuchen von MARKL ist es nicht auszuschließen, daß nicht auch andere Borstenfelder oder auch das Johnstonsche Organ einen Beitrag zur Schwerereception liefern; doch sind diese möglichen Beiträge, verglichen mit denen der fünf genannten Borstenfelder, sicher sehr gering.

Der Anteil der verschiedenen Borstenfelder an der Schwerereception ist allerdings nicht bei allen Ameisenarten gleich. Die wenigen vergleichenden Untersuchungen von MARKL zeigen schon, daß etwa bei der körnersammelnden Ameise *Messor barbarus* die Fühler bei der Schwerereception mehr leisten als bei *Formica polyctena*. Generell aber scheint zu gelten, daß die Antworten der verschiedenen Organe zentral verrechnet werden. Auf diese Weise wird vermieden, daß andere als schwerkraftbedingte mechanische Einwirkungen auf ein Gelenk, das an der Schwerereception beteiligt ist, zu Fehlmeldungen führt. Die Falschmeldungen nur eines Gelenks werden nicht in die Verrechnung für den Schwerekurs der Tiere mit einbezogen. Erst die gleichsinnige Meldung aller oder wenigstens mehrerer Gelenke beeinflußt die Schwereorientierung der Ameisen.

### 3.3 Gehör- und Vibrationssinnesorgane

Sowohl Gehör- als auch Vibrationssinnesorgane reagieren auf mechanische Schwingungen; die Gehörorgane auf Schallwellen, meist Luftschall (rhythmische Druckänderungen), die Vibrationssinnesorgane auf aperiodische Schwingungen meist fester oder flüssiger Körper. In Ausnahmefällen können auch Schwingungen fester Körper als Schall wahrgenommen werden. Ein Beispiel dafür ist der Schall, den man hört, wenn man sich eine angeschlagene Stimmgabel auf die Zähne setzt. In diesem Fall entsteht kein Luftschall, und dennoch hört man die Schwingungen der Stimmgabel als Ton. Dieses Beispiel zeigt deutlich, daß man bei anderen Lebewesen als dem Menschen keine Aussagen über die subjektiven Empfindungsqualitäten machen kann, die bestimmte Sinnesorgane vermitteln. Ob also Ameisen, wenn sie in der Lage sind, Luftschall wahrzunehmen, eine unserem Hören entsprechende Empfindung haben, darüber können wir ebenso wenig sagen wie über die subjektive Empfindung der Ameisen beim Wahrnehmen von Vibrationen. Beide Sinnesorgane – und das gilt auch für alle übrigen Sinnesorgane – sind nicht durch die Empfindungen charakterisiert, die sie den Tieren vermitteln, sondern durch ihren adäquaten Reiz. Zur Abgrenzung von Gehör- und Vibrationsreceptoren schlägt MARKL (1973b) vor, alle entsprechenden Sinnesorgane, die im Nahfeld wirksam sind, als Vibrationssinnesorgane und alle Sinnesorgane, die auf Schallwellen im Fernfeld reagieren, als Gehörsinnesorgane zu bezeichnen.

Die Suche nach Gehör- bzw. Vibrationssinnesorganen lag bei Ameisen deshalb nahe, weil einige Arten mit einem »Stridulationsorgan« Schall und andere mit ih-



rem Hinterleib Klopfsignale erzeugen. Ein Stridulationsorgan findet man bei allen Pseudomyrmecinen, bei 48 % aller untersuchten Ponerinen und bei 83 % der bisher untersuchten Myrmicinen (MARKL, 1973a). Es besteht aus einem Rippenfeld, das einem Waschbrett recht ähnlich sieht, und aus einer Schrillkante, die über das Rippenfeld bewegt werden kann. Das Rippenfeld liegt bei den Myrmicinen und den Pseudomyrmecinen auf dem vorgewölbten Vorderrand der Gaster, als Schrillkante dient das scharfe Hinterende des Postpetiolus (Abb. 3.5; 3.6). Bei der Stridulationsbewegung wird der Hinterleib um seine Querachse gedreht und gleichzeitig das Rippenfeld gegen die Schrillkante gedrückt. Dadurch entsteht Schall, dessen Frequenz im wesentlichen von dem Abstand der Rippen untereinander und von der Geschwindigkeit abhängt, mit der Schrillkante und Rippenfeld gegeneinander bewegt werden. Die Schallenergie dagegen hängt von der Größe der abstrahlenden Fläche und damit von der Größe der Ameisen ab.

Diese Schrillorgane einiger Ameisenarten sind schon verhältnismäßig lange bekannt. Nach AUTRUM (1936) hat schon SWINTON (1878/79) beobachtet, daß *Myrmica ruginodis* ihren Hinterleib bisweilen hin und her bewegt, und fand daraufhin das Stridulationsorgan. ADLERZ (1886) machte entsprechende Beobachtungen bei *Leptothorax tuberosum* und bei *Harpagoxenus sublaevis*, konnte dabei aber ebensowenig wie SWINTON Laute wahrnehmen. Obwohl die von *Myrmica*

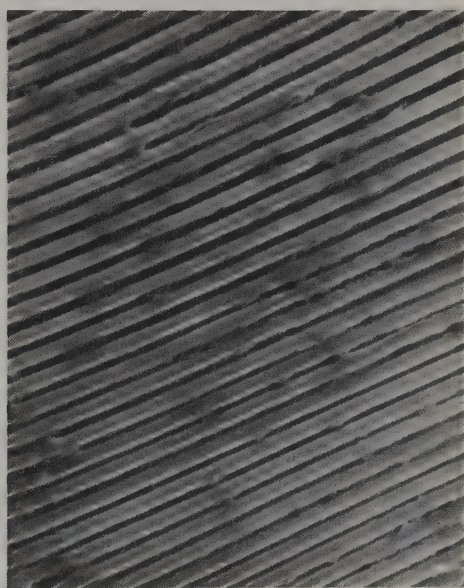
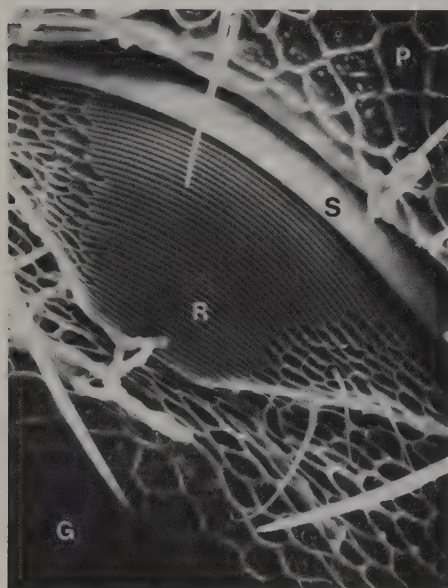


Abb. 3.5 (links): Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme des Stridulationsorgans einer kleinen (minima-)Arbeiterin der Blattschneiderameise *Atta cephalotes* (Vergrößerung: 1470  $\times$ ). G: Gaster; P: Postpetiolus; R: Rippenfeld; S: Schrillkante (Photo: W. GNATZY) □ Abb. 3.6 (rechts): Ausschnitt aus dem Rippenfeld des Stridulationsorgans einer major-Arbeiterin der Blattschneiderameise *Atta cephalotes* bei 3260facher Vergrößerung (Photo: W. GNATZY)

erzeugten Laute für den Menschen auch ohne Hilfsmittel hörbar sind, ist es zuerst bei außereuropäischen Arten gelungen, die Stridulationsgeräusche nachzuweisen, und zwar von MC COOK (1880) bei *Myrmecocystus melliger* aus Texas, von WHEELER (1910) bei der körnersammelnden *Pogonomyrmex barbatus molefaciens* und bei den Weibchen der Blattschneiderameise *Atta fervens* und von KRAUSSE-HELDRUNGEN (1910) bei den körnersammelnden Arten *Messor barbarus* und *Messor structor*.

Bei vielen Arten stridulierender Ameisen sind die erzeugten Laute nur schwer oder nicht zu hören; dafür gibt es zwei verschiedene mögliche Ursachen. Entweder liegen die Laute in einem Frequenzbereich, der außerhalb des menschlichen Hörbereichs liegt, oder die Schallintensität ist so gering, daß die Laute für unser Ohr zu leise sind. MARKL (1965, 1966, 1968) hat sowohl den Frequenzbereich als auch die Schallintensität der in geringem Abstand hörbaren Stridulationslaute der Blattschneiderameise *Atta cephalotes* untersucht und kam dabei zu folgenden Ergebnissen: Das Spektrum der Laute reicht bei dieser Art von 5000 bis 80000 Hz, wobei das Maximum der Schallenergie im Ultraschallbereich zwischen 20000 und 60000 Hz liegt. Der Schallpegel einer stridulierenden großen Arbeiterin beträgt in 0,5 cm Entfernung 74 dB, im Abstand von 2 cm 66 dB und im Abstand von 5 cm noch 58 dB. Dabei entfällt der größte Teil der Strahlungsleistung der Ameise auf nicht hörbaren Ultraschall, während nur 10 % im Hörbereich zwischen 5000 und 15000 Hz liegen. Da das menschliche Ohr in diesem Frequenzbereich etwa 30 dB höhere Leistungen als im Bereich der optimalen Hörfrequenz von 1000 Hz benötigt, liegt der Schall stridulierender großer Arbeiterinnen von *Atta cephalotes* in unmittelbarer Nähe 40 dB über der Hörschwelle des Menschen und ist damit hörbar. Kleinere Blattschneiderameisen und entsprechend kleine Ameisen anderer Arten sind nur noch mit großer Mühe oder überhaupt nicht zu hören. Bei anderen Arten, wie z.B. bei der ebenfalls zu den Blattschneiderameisen zählenden *Acromyrmex octospinosus*, scheint dagegen ein größerer Anteil der abgestrahlten Schallenergie im Hörbereich des Menschen zu liegen (KERMARREC et al., 1976).

Nun ist es für Ameisen sicher nicht wichtig, daß wir ihre Stridulationslaute hören können. Wichtiger für die Funktion der Stridulationsorgane ist die Frage, ob die Ameisen in der Lage sind, ihre eigenen Laute wahrzunehmen. Diese Frage hat AUTRUM (1936) bei den Knotenameisen *Myrmica ruginodis* und *Myrmica laevinodis* untersucht und dabei zunächst gefunden, daß die Arbeiterinnen dann stridulieren, wenn sie festgehalten werden, wenn sie in dichten Haufen übereinander sitzen, wenn sie Dämpfen von Alkohol oder Äther ausgesetzt sind, wenn sie durch Hitze gelähmt werden und gelegentlich auch beim Fressen. Beim Fressen stridulieren die *Myrmica*-Arbeiterinnen allerdings nur kurz und nur in den Fällen, wenn sich mehrere Ameisen am Futterplatz drängen. Auf ihre eigenen Stridulationslaute zeigten die Arbeiterinnen von *Myrmica laevinodis* und *M. ruginodis* allerdings keine Reaktion, auch dann nicht, wenn die Stridulationslaute durch die Unterlage auf die Ameisen übertragen wurden. Damit brachten die Verhaltensversuche keinen Hinweis darauf, daß die Ameisen ihre Stridulations-

laute mit einem bestimmten Verhalten beantworten, obwohl sie, wie AUTRUM gezeigt hat, Luftschall wahrnehmen können.

Bei der zu den Ponerinen gehörenden Art *Megaponera foetens* fand COLLART (1925), daß Gruppen von Arbeiterinnen durch stridulierende Nestgenossen zum Angriff auf Termitenkolonien geführt werden. Diese Beobachtung konnte aber von LÉVIEUX (1966) nicht bestätigt werden.

Die erste gesicherte Funktion des Stridulierens für das Sozialleben der Ameisen fand MARKL, der unter natürlichen Bedingungen südamerikanische Blattschneiderameisen (*Atta cephalotes* und *Acromyrmex octospinosus*) beobachtete (MARKL, 1967). Auch er fand, wie schon AUTRUM bei *Myrmica*, daß die Blattschneiderameisen gewöhnlich dann stridulieren, wenn sie sich nicht frei bewegen können. Das ist dann der Fall, wenn man sie mit den Fingern oder einer Pinzette festhält, wenn sie unter Erde verschüttet sind, wenn sie im Kampf von anderen Ameisen umringt und festgehalten werden, und schließlich dann, wenn sie ins Wasser gefallen oder in ein Spinnennetz geraten sind. Darin sind Arbeiterinnen und Geschlechtstiere einander gleich. Im Unterschied zu AUTRUM fand MARKL aber eine deutliche Verhaltensreaktion der von ihm untersuchten Ameisen auf die Stridulationssignale. Die Arbeiterinnen von *Atta cephalotes* wurden von den arteigenen Stridulationssignalen angelockt, und zwar ausschließlich dann, wenn die Signale durch Vibration des Untergrundes vermittelt wurden. Der Luftschall, der bei der Stridulation entsteht, ließ bei den Blattschneiderameisen keine Reaktion erkennen. Lag nun eine stridulierende Ameise unter einer Erdschicht begraben, dann begannen die angelockten Arbeiterinnen dort zu graben, wo die Stridulationsintensität am größten war. Allerdings durfte selbst eine große Arbeiterin nicht tiefer als 5 cm liegen, um noch anlockend zu wirken, und nicht tiefer als 3 cm, um noch eine Grabreaktion hervorzurufen. Diese Beobachtungen zeigten, daß das Stridulieren bei *Atta cephalotes* als Notsignal für verschüttete Nestgenossen dient.

Unter natürlichen Bedingungen werden allerdings einzelne Arbeiterinnen sehr selten, Gruppen von über 10 Arbeiterinnen dagegen regelmäßig ausgegraben. Das erscheint insofern sinnvoll, als in einer Kolonie von Blattschneiderameisen mit mehreren Mio. Individuen eine einzelne Arbeiterin keine große Rolle spielt. Der Aufwand, sie auszugraben und zu befreien, steht in keinem ökonomischen Verhältnis zu dem Gewinn, den die Kolonie durch ihre Rettung hat. Anders ist es dagegen, wenn größere Gruppen von Arbeiterinnen und vor allem die Königin vergraben sind. In diesem Fall ist die Rettung der Eingeschlossenen für den Fortbestand der Kolonie außerordentlich wichtig. Wenn viele Ameisen eingeschlossen sind, dann ist nicht nur die Intensität der Stridulation größer als bei einzelnen verschütteten Tieren, sondern auch die Dauer dieser Alarmsignale. Während einzelne Arbeiterinnen kaum länger als 5 Min. ununterbrochen stridulieren, konnte MARKL in einem Fall noch nach 16 Std. das lebhafte Stridulieren einer Gruppe verschütteter Blattschneiderameisen registrieren.

Die Gefahr, verschüttet zu werden, ist für Blattschneiderameisen durchaus gegeben. Die Nester großer Kolonien sind bis zu 5 m tief in lockeren Boden gegrä-



ben und bestehen aus mehreren hundert Metern Gängen und zahlreichen Kammern. Ein starker Tropenregen kann hier viel Schaden anrichten. Aber auch natürliche Feinde der Blattschneiderameisen, wie z.B. Ameisenbären, können die Nester verwüsten und Teile der Kolonie begraben.

Bei einer anderen stridulierenden Ameisenart, bei der in Amerika verbreiteten körnersammelnden *Pogonomyrmex occidentalis*, konnte SPANGLER (1967, 1974) drei verschiedene Stridulationssignale unterscheiden, und zwar nach dem Wechsel verschiedener Stridulationsintensitäten und nach dem Wechsel verschieden hoher Stridulationslaute. Es könnte sein, daß in diesen verschiedenen Signalen noch mehr Information enthalten ist und damit Stridulieren nicht unter allen Umständen und ausschließlich Notalarm für verschüttete Nestgenossen bedeutet. Aber das muß noch genauer untersucht werden.

Da die Blattschneiderameisen nur auf Stridulationssignale reagieren, die durch Vibration des Untergrundes vermittelt werden, sind es offenbar Vibrationsrezeptoren in den Beinen der Ameisen, mit denen sie die Stridulationssignale wahrnehmen. Solche Vibrationssinnesorgane kennt man von Ameisen und anderen Insekten schon seit längerer Zeit als »Subgenualorgane«, die in den Unterschenkeln (Tibien), dicht unterhalb des Kniegelenks, liegen.

Der Bau des Subgenualorgans von Ameisen wurde schon von SCHÖN (1911) untersucht. Es enthält zwischen 10 und 20 Sinneszellen, die in der Mitte der Beine liegen. Auf der einen Seite ist das Organ an der Wand des Unterschenkels festgewachsen, auf der anderen Seite bilden die fortleitenden Fasern der Sinneszellen den Subgenualnerv, an dem das Organ aufgehängt ist. AUTRUM und SCHNEIDER (1948) haben die Empfindlichkeit dieses Organs untersucht und dabei gefunden, daß es bei Roßameisen (*Camponotus*) zwischen 1,5 und 3 kHz am empfindlichsten reagiert und hier schon auf Schwingungsweiten von  $1,8 \times 10^{-6}$  cm antwortet. Bei den Blattschneiderameisen (*Atta cephalotes*) fand MARKL (1970), daß sie Sinusschwingungen des Untergrundes zwischen 0,05 und 4 kHz wahrnehmen können. Der beste Arbeitsbereich der Rezeptoren liegt – wenn man sie als Empfänger für die Schwingungsweite betrachtet –, ähnlich wie bei *Camponotus*, zwischen 1 und 3 kHz. Sieht man die Rezeptoren aber als Beschleunigungsempfänger, dann liegt der empfindlichste Bereich zwischen 0,1 und 2 kHz. In der Empfindlichkeit dieser Rezeptoren gibt es allerdings Unterschiede, und zwar sowohl zwischen verschiedenen großen Arbeiterinnen als auch zwischen den verschiedenen Beinen einer Arbeiterin. Die Rezeptoren der Vorderbeine sind 4–5 mal empfindlicher als die der Mittel- und Hinterbeine; die Rezeptoren kleiner Arbeiterinnen sind empfindlicher als die der größten Arbeiterinnen. Die niedrigste Schwelle für die Schwingungsweite liegt nach den Messungen von MARKL mit  $1,3 \times 10^{-7}$  cm um eine Zehnerpotenz unter der von AUTRUM und SCHNEIDER bei *Camponotus* gemessenen Schwelle des Subgenualorgans.

Interessant ist es aber, daß MARKL an *Atta cephalotes* ein anderes Sinnesorgan untersuchte als AUTRUM und SCHNEIDER bei *Camponotus*. Obwohl auch Blattschneiderameisen ein Subgenualorgan besitzen, nehmen sie die Bodenvibrationen hauptsächlich durch 3 Gruppen campaniformer Sensillen (Sensilla campani-



formia) wahr, die an den Gelenken zwischen den Oberschenkeln (Femur) und den Schenkelringen (Trochanter) liegen (Abb. 3.7; 3.8). Das ist insofern überraschend, als man bisher von keinem anderen Insekt weiß, daß campaniforme Sensillen als Vibrationsrezeptoren fungieren. Die Frage allerdings, welche Funktion bei *Atta cephalotes* das Subgenualorgan hat, läßt sich noch nicht eindeutig beantworten. Aus Versuchen von MARKL geht zwar hervor, daß es ebenfalls einen Beitrag zur Wahrnehmung der Bodenvibrationen leistet, doch weiß man bislang noch nicht, wozu dieser Beitrag den Ameisen dient. Unter den nicht stridulierenden Ameisen gibt es auch solche, deren Vorfahren das Stridulationsorgan zurückgebildet haben, das sie offenbar ursprünglich hatten; hierzu gehören die Dolichoderinen und die Formicinen. Diese Reduktion des Stridulationsorgans hängt möglicherweise damit zusammen, daß die Vorfahren dieser Ameisen das Nisten in festem Substrat aufgaben. Nachdem aber viele Arten später wieder dazu übergegangen sind, ihre Nester in Substrat anzulegen, das Vibrationssignale gut leitet, haben sie nicht etwa ihre Stridulationsfähigkeit wiedererworben, sondern andere Vibrationssignale entwickelt (MARKL und FUCHS, 1972). Von einigen Arten, wie

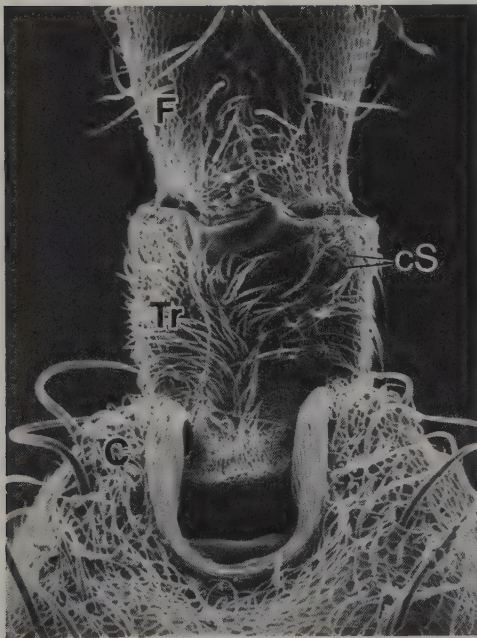


Abb. 3.7 (links): Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme eines dorsalen Beinabschnitts einer major-Arbeiterin der Blattschneiderameise *Atta cephalotes* (Vergrößerung: 360 ×). Zu erkennen sind campaniforme Sensillen einer der drei Gruppen campaniformer Sensillen am Trochanter-Femur-Gelenk. C: Coxa; cS: campaniforme Sensillen; F: Femur; Tr: Trochanter (Photo: W. GNATZY) □  
Abb. 3.8 (rechts): Dieselben, auf Abb. 3.7 erkennbaren campaniformen Sensillen, bei 3 600facher Vergrößerung (Photo: W. GNATZY).

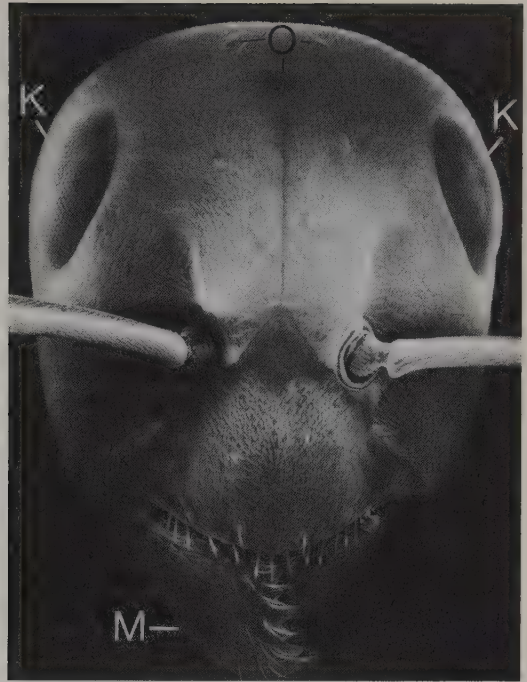
z.B. den in Holz nistenden Roßameisen (*Camponotus*), weiß man schon seit langem, daß sie bei Störung Klopfsignale erzeugen (z.B. WASMANN, 1893; GOUNELLE, 1900). Die genauere Analyse dieses sehr rasch verlaufenden Klopfens bei *Camponotus* zeigte, daß die Tiere zunächst ihre geschlossenen Mandibel auf die Unterlage aufschlagen, wobei der Hinterleib emporschwingt, und dann den Hinterleib aufschlagen, wobei der Kopf gehoben wird. Die Reaktion der Artgenossen auf solche Signale – die ›Wippfolgen‹ der Roßameisen können mehrfach wiederholt werden – ist sehr unterschiedlich und hängt vom Erregungszustand der Empfänger ab, wie aus Freilandversuchen mit künstlichen Klopfsignalen hervorgeht. Schwach erregte Tiere erstarren bei Klopfreizen, sie flüchten in die Bewegungslosigkeit und sind dadurch für ihre Feinde verschwunden, die hauptsächlich bewegte Objekte lokalisieren können. Stärker erregte Tiere dagegen werden dazu ermuntert, sich der Erschütterungsquelle zu nähern. Außerdem wird die Angriffsschwelle dieser stärker erregten Tiere auf visuell lokalisierte bewegte Objekte erniedrigt. MARKL und FUCHS (1972), die diese Untersuchungen durchführten, schließen daraus, daß das Klopfen der Roßameisen außerhalb des Nestes die Funktion eines Beute- und Gefahrenalarms hat, indem es die Wirkung anderer angriffsauslösender Reize verstärkt.

### 3.4 Lichtsinnesorgane

Ameisen haben in der Regel zwei verschiedene Typen von Augen, zwei Komplex- oder Facettenaugen und drei Punkt- oder Stirn-Augen (Ocellen) (Abb. 3.9). Das gilt, von Ausnahmen abgesehen, sowohl für die Arbeiterinnen als auch für die Geschlechtstiere der Ameisen. Die Larven dagegen sind augenlos; und es wurde bislang auch nie beobachtet, daß diese madenähnlichen Gebilde eine Reaktion auf Licht zeigen.

Die Komplexaugen bestehen aus einer Vielzahl einzelner Facetten (Abb. 3.9). Jeder dieser von außen sichtbaren Facetten entspricht ein ›Ommatidium‹, das ein komplettes Auge darstellt und bei den Ameisen aus einer Linse, einem Kristallkegel und insgesamt 9 Retinulazellen besteht. Die Abb. 3.10 zeigt ein Ommatidium aus dem Komplexauge der Waldameise *Formica polyctena*, nach den Untersuchungen von MENZEL (1972). Der äußere Teil des Ommatidiums, die Linse, ist aus 20-25 Schichten zusammengesetzt. Zum Kristallkegel hin ist die Linse vorgewölbt und läßt sich in diesem Bereich viel intensiver mit Methylenblau anfärben als weiter außen. Das weist darauf hin, daß die Linse in diesem zum Kristallkegel vorgewölbten Teil stofflich anders zusammengesetzt ist. Der Kristallkegel ist von 4 Zellen umgeben, die gemeinsam den Kristallkegel abscheiden. Die Retinulazellen, die unter dem Linsenapparat der Ommatidien liegen, sind radiär um eine zentrale Achse angeordnet. Zwei dieser neun Retinulazellen sind besonders schmal (2,1), und eine dieser neun Zellen ist wesentlich kürzer als die übrigen (9; Abb. 3.11). Eine Struktureigentümlichkeit, die sowohl bei der Biene (SOMMER und WEHNER, 1975) als auch bei der australischen Ameise *Myrmecia*

Abb. 3.9: Kopf der Waldameise *Formica polycтена*. K: Komplexaugen; O: Ocel-  
len; M: Mandibel (Photo: W. GNATZY)



*gulos* (MENZEL, 1975) gefunden wurde, besteht darin, daß die Retinulazellen nicht gestreckt, sondern verdrillt sind. Bei der Hälfte der Ommatidien verläuft die Drehung der Retinulazellen im Uhrzeigersinn, bei der anderen Hälfte gegen den Uhrzeigersinn. Diese Drehung der Retinulazellen um ihre zentrale Achse beträgt etwa  $1^\circ$  pro tausendstel Millimeter. Auf ihrer der zentralen Achse zugekehrten Innenseite tragen die Retinulazellen dichte Säume röhrenförmiger Ausstülpungen, in deren Membranen das Sehpigment eingelagert ist. Sie stellen damit die lichtempfindlichen Teile der Sehzellen dar (Abb. 3.11). Die Säume der röhrenförmigen Ausstülpungen aller neun Retinulazellen sind miteinander verschmolzen und bilden gemeinsam das »Rhabdom«. Dieses Rhabdom besitzt eine höhere optische Dichte als die umliegenden Zellkörper. Das hat zur Folge, daß das Licht, das vom Linsensystem auf die Spitze des Rhabdoms fokussiert wird, in dem Rhabdom wie in einem technischen Lichtleiter nach unten geleitet wird. Auf diesem Wege wird das Licht von den Sehpigmentmolekülen absorbiert, was über eine Kette biochemischer Vorgänge zur Erregung der Sinneszellen und zur Weiterleitung eines entsprechenden Signals in der ableitenden Nervenfasern führt (WEHNER, 1975b).

Entsprechend der Vielzahl der Ommatidien ist für Insekten die wahrgenommene Umwelt aus einer Vielzahl von Bildpunkten zusammengesetzt. Je größer die Anzahl dieser Bildpunkte bzw. der Ommatidien ist, desto differenzierter erscheint das Bild. Die Komplexaugen der Ameisen haben nun vergleichsweise we-



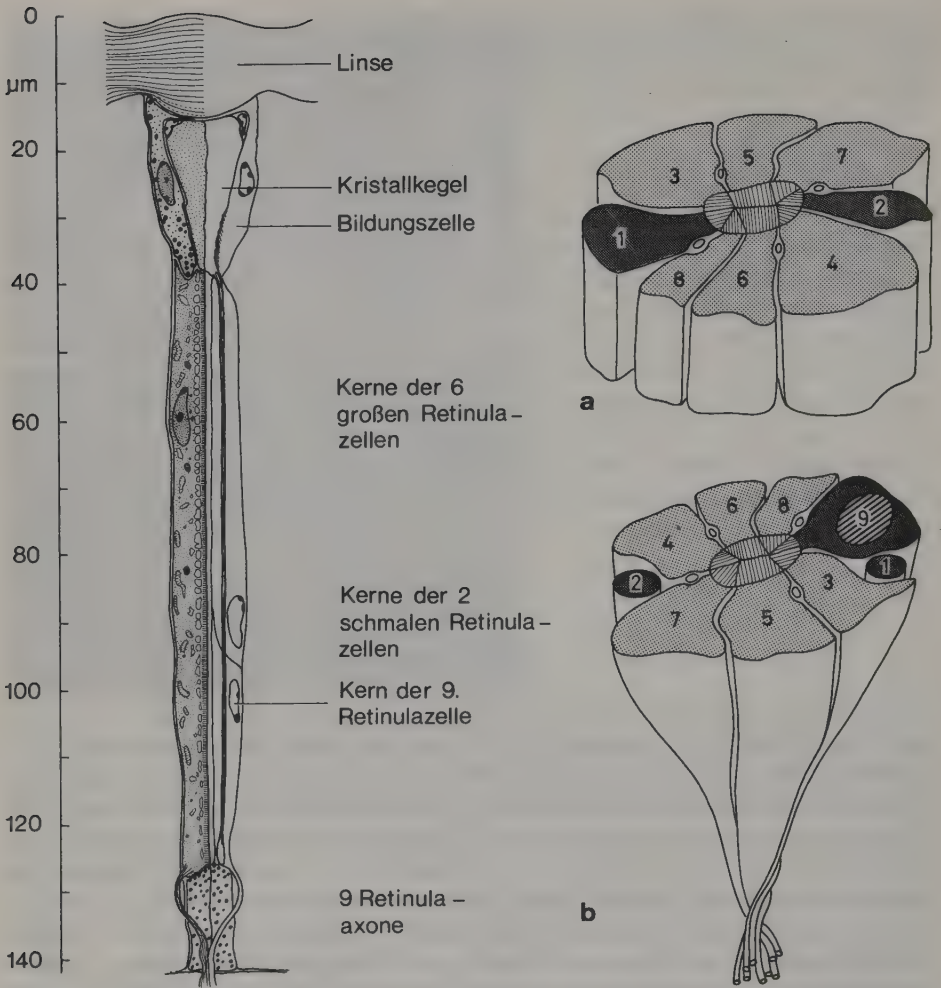


Abb. 3.10 (links): Längsschnitt durch ein Ommatidium des Komplexauges einer Arbeiterin der Waldameise *Formica polyctena* (nach MENZEL, 1972, verändert) □ Abb. 3.11 (rechts): Darstellung des oberen (a) und des unteren (b) Teiles der neun Sehzellen eines Ommatidiums der Honigbiene. 8 Sehzellen (1–8) sind lang, eine (9) ist kürzer und tritt erst im unteren Teil des Ommatidiums ein. Das gesamte Sehzellenbündel ist um seine Längsachse gedreht. Das zentral gelegene Rhabdom wird von den röhrenförmigen Zellausstülpungen der Sehzellen gebildet; die Sehzellen verjüngen sich im unteren Teil zu Nervenfasern und ziehen zu den optischen Ganglien (nach WEHNER, 1975b)

nige Ommatidien. Während die Bienenaugen aus etwa 5 500 Ommatidien zusammengesetzt sind, haben selbst Ameisen mit sehr gut entwickelten Augen wie *Cataglyphis bicolor* nicht mehr als etwa 600–1 300 Ommatidien pro Komplexauge (MENZEL und WEHNER, 1970). Die Komplexaugen der Waldameise *Formica polyctena* bestehen aus jeweils etwa 750 Ommatidien (MENZEL, 1972) und die Komplexaugen von *Myrmica*- und *Lasius*-Arten aus etwa 100–200 Ommati-

dien. Bei der südamerikanischen Wanderameise *Eciton burchelli* sind die »Komplexaugen« bis auf eine einzige »Facette« reduziert, und bei anderen Wanderameisenarten der Gattung *Eciton* und *Dorylus* ist von einem Auge nichts mehr zu sehen. Das optische Zentrum des Gehirns wird hier in der Larvenzeit noch angelegt; es degeneriert aber während der Verpuppung der Larve zum fertigen Tier. Das gilt nur für die Weibchen und Arbeiterinnen; die Männchen dieser Arten haben dagegen recht gut entwickelte Augen (WERRINGLOER, 1932).

Was die Leistung der Komplexaugen von Ameisen betrifft, so hielt man es früher für unwahrscheinlich, daß die Ameisen damit in der Lage sind, verschiedene Farben zu unterscheiden (vgl. z.B. SUDD, 1967b). Das läßt sich heute aber nicht mehr generell sagen, nachdem inzwischen sowohl für die Waldameise *Formica polycтена* als auch für die Wüstenameise *Cataglyphis bicolor* Farbensehen nachgewiesen wurde.

Das Farbensehen der Waldameise *Formica polycтена* wurde von KIEPENHEUER (1968) bewiesen. KIEPENHEUER hat die Waldameisen zunächst darauf dressiert, auf eine Lichtquelle zuzulaufen und dort Puppen einzutragen. Statt dieser einen Lichtquelle bot KIEPENHEUER den Ameisen später zwei verschiedene Lichtquellen (ultraviolett und gelbgrün) im Winkel von 90° an. Die Ameisen liefen dann in Richtung des »Lichtschwerpunktes«, also in eine Richtung zwischen den beiden Lichtquellen und zwar stärker in Richtung der Lichtquelle, die den Ameisen heller erschien. Wenn nun die Intensitäten der Lichtquellen in der Weise verändert wurden, daß die Ameisen genau die Winkelhalbierende zwischen den beiden Lichtern einhielten, dann konnte man sicher sein, daß beide Lichtquellen als »reiz-gleich« von den Ameisen angesehen wurden. Mit diesen, auf das Helligkeitsempfinden der Ameisen abgestimmten Lichtquellen wurde dann eine andere Ameisengruppe derselben Art so dressiert, daß sie einen Winkel von 90° links vom gelben Licht oder von 90° rechts vom ultravioletten Licht einhalten mußte, um das Nest zu erreichen. Im entscheidenden Versuch wurde schließlich nur eine Lampe eingeschaltet und der Nesteingang verschlossen. Brannte nur das ultraviolette Licht, dann liefen die Ameisen bevorzugt in eine Richtung, die rechts an der Lichtquelle vorbeiführte; brannte dagegen nur die gelbgrüne Lampe, die an derselben Stelle wie zuvor die ultraviolette Lichtquelle stand, dann liefen die Ameisen in eine Richtung, die links an der Lichtquelle vorbeiführte. Mit dieser unterschiedlichen Verhaltensreaktion auf die verschiedenfarbigen, aber offenbar als gleich hell wahrgenommenen Lichtquellen zeigten die Ameisen eindeutig, daß sie verschiedene Farben unterscheiden können.

Die in Nordafrika und Vorderasien lebende Wüstenameise *Cataglyphis bicolor* ist mit ihren Komplexaugen und ihrer meist rein optischen Orientierung für optische Orientierungsversuche ein besonders günstiges Versuchstier (WEHNER, 1968). An den gut dressierbaren Arbeiterinnen dieser Art haben WEHNER und TOGGWEILER (1972) gezeigt, daß auch sie verschiedene Farben unterscheiden können. Im Unterschied zur Waldameise läuft *Cataglyphis* allerdings nicht in Richtung des »Lichtschwerpunktes«, sondern entscheidet sich immer für eine der beiden Lichtrichtungen, wenn ihr statt einer zwei Lichtquellen angeboten wer-

den. Wenn diese beiden Lichtquellen in ihrer Helligkeit soweit abgeglichen werden, daß sie von den *Cataglyphis*-Arbeiterinnen als »reiz-gleich« wahrgenommen werden, dann erkennt man das daran, daß die Arbeiterinnen beide Lampen in statistisch gleicher Häufigkeit anlaufen. WEHNER und TOGGWEILER haben nun die Intensität zweier verschiedenfarbiger Lichtquellen so weit abgeglichen, daß sie von den Ameisen in gleicher Häufigkeit angelaufen wurden. Danach wurden die Ameisen in getrennten Versuchsserien so dressiert, daß sie entweder das Licht der einen oder der anderen Wellenlänge angesteuert haben. Diese Versuche sind an drei Paaren von Lichtern verschiedener Wellenlänge gelungen; damit war bewiesen, daß *Cataglyphis*-Arbeiterinnen Farben unterscheiden können. Die obere Grenze des Farbensehens lag zwischen 630 und 650 nm und damit tiefer als beim Menschen. Das zeigt, daß *Cataglyphis*, ebenso wie die Honigbiene rotes Licht nicht mehr wahrnehmen kann. Für drei Spektralbereiche haben WEHNER und TOGGWEILER außerdem zeigen können, daß die Ameisen hierfür besonders empfindlich sind und in den beiden Spektralbereichen dazwischen besonders genau zwischen benachbarten Farben unterscheiden können. Das deutet darauf hin, daß diese Ameisen, ebenso wie die Honigbiene, drei verschiedene Typen von Lichtsinneszellen besitzen, die spezifisch auf bestimmte Farben reagieren.

Tatsächlich fanden MAZOKHIN-PORSHNYAKOV und TRENN (1972) auch in elektrophysiologischen Versuchen an der Wegameise *Lasius niger* Hinweise darauf, daß hier drei verschiedene Typen von Retinulazellen vorliegen, von denen zwei auf verschiedene Wellenlängen im sichtbaren Bereich des Lichtes ansprechen und eine auf UV-Licht reagiert. Das würde den Verhältnissen bei der Honigbiene entsprechen. Mit Sicherheit nachgewiesen wurden allerdings bei Ameisen bisher nur zwei verschiedene Receptorzelltypen, und zwar von ROTH und MENZEL (1972) bei der Waldameise *Formica polyctena* und von MARTINOYA et al. (1975) bei der Blattschneiderameise *Atta sexdens rubropilosa*. Nach diesen elektrophysiologischen Messungen reagiert ein Typ der Retinulazellen spezifisch auf Licht mit einer Wellenlänge von 361 nm (ultraviolett) und ein anderer Typ auf Licht von 495–531 nm Wellenlänge (gelbgrün).

Welche der neun Retinulazellen zu welchen der beiden Typen von Sinneszellen gehören, wurde dadurch entschieden, daß die Retinulazellen unter dem Einfluß des für sie wirksamen Lichtes in typischer Weise »adaptieren«. Bei dieser »Adaptation« wandern Pigmentkörperchen in den Retinulazellen in Richtung des Rhabdoms. Nach MENZEL (1971) und MENZEL und KNAUT (1973) ließ sich mit dem Elektronenmikroskop zeigen, daß unter dem Einfluß von gelbgrünem Licht die Pigmentkörperchen der 6 großen Retinulazellen zum Rhabdom hin wandern, unter dem Einfluß von UV-Licht dagegen die Pigmentkörperchen der 2 schmalen Retinulazellen. Die spektrale Empfindlichkeit der kurzen Zelle(9; Abb. 3.11) ist bisher unbekannt (RIBI, 1975).

Mit dem Bau des Komplexauges ist die Fähigkeit von Ameisen, Bienen, vielen anderen Insekten, Krebsen und Spinnen gekoppelt, die Schwingungsrichtung linear polarisierten Lichtes wahrzunehmen. Das Licht, das von einer Lichtquelle



abgestrahlt wird, läßt sich als Schwingungen der elektrischen und der magnetischen Feldstärke beschreiben, die senkrecht aufeinander stehen. Die bekannten Wirkungen des Lichtes in einer photographischen Schicht oder im Auge werden nur von der elektrischen Feldstärke hervorgerufen, die deshalb auch als Lichtvektor bezeichnet wird. Im natürlichen Licht, z.B. auch der Sonne, ist keine Schwingungsebene bevorzugt. Tritt das Sonnenlicht aber durch die Atmosphäre hindurch, dann zeigen die elektromagnetischen Wellen des Sonnenlichtes eine ganz bestimmte Ausrichtung ihrer Schwingungsebene; es wird »polarisiert«. Die Lage der Schwingungsebene des Sonnenlichtes, das uns nach dem Durchtritt durch die Atmosphäre erreicht, wird vom Sonnenstand bestimmt. Lebewesen, die in der Lage sind, die Polarisationsrichtung des Lichtes zu erkennen, können daher aus dem Polarisationsmuster auf den Stand der Sonne schließen. Das bringt natürlich dann nicht viel, wenn die Sonne zu sehen ist. Wenn die Sonne aber hinter Wolken verborgen ist, dann erweist sich diese Fähigkeit vieler Insekten und anderer Gliedertiere als Vorteil. Sie können dann aus der Polarisationsrichtung des Lichtes, das durch ein Stück freien Himmels hindurchtritt, den Stand der Sonne erkennen und die Sonne weiterhin als Navigationshilfe verwenden.

Der Mensch hat diese Fähigkeit ohne besondere Hilfsmittel nicht. Es gibt allerdings viele Menschen, die am blauen Himmel die sog. Haidingerschen Büschel sehen können, die gelb und dunkler erscheinen und senkrecht zur Polarisationsrichtung des betreffenden Himmelspunktes stehen. Diese Erscheinung kommt dadurch zustande, daß das gelbe Pigment in der Sehgrube unseres Auges als Polarisationsfilter wirken kann (WEHNER, 1975b). Halten wir uns aber ein Polarisationsfilter vor die Augen, das nur Licht einer bestimmten Schwingungsrichtung durchläßt, dann können auch wir an jedem Punkt des freien Himmels die zugehörige Schwingungsrichtung erkennen. Man sieht dann, daß das polarisierte Himmelslicht mit seinem elektrischen Vektor immer senkrecht zu der Ebene schwingt, die durch den Standpunkt des Beobachters, die Sonne und den betrachteten Himmelsfleck gebildet wird (Abb. 3.12). Diese Gesetzmäßigkeit kannten offenbar schon die Wikinger, die auf ihren Fahrten nach Island, Grönland und Nordamerika bei teilweise verhangenem Himmel durch polarisationsempfindliche Kristalle den Stand der Sonne feststellten und damit ihren Navigationskurs einhielten.

Wie arbeitet aber das Insektenauge als Polarisationsempfänger? Polarisationsempfindliche Strukturen des Komplexauges sind die Rhabdome, bedingt durch die dichten Säume der röhrenchenförmigen Ausstülpungen. Sie sorgen dafür, daß Licht, das parallel zur Röhrenchenachse schwingt, fast doppelt so stark absorbiert wird wie senkrecht dazu schwingendes Licht. Damit wird also eine Schwingungsrichtung des Lichtes stärker als alle anderen absorbiert, was als »Dichroismus« bezeichnet wird (MENZER und STOCKHAMMER, 1951; TÄUBER, 1974).

Nun genügt allerdings allein das Vorhandensein polarisationsempfindlicher Strukturen im Komplexauge noch nicht, um die Polarisationsrichtung bestimmen zu können. Man braucht dazu mehrere Rezeptoren mit verschiedenen orientierten Analysatoren. Für die Ameisen wurde gezeigt, daß sie mindestens zwei verschie-

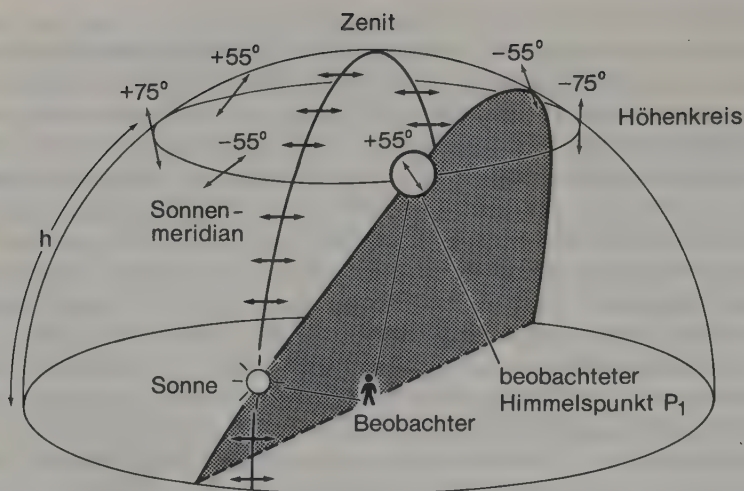


Abb. 3.12: Schematische Darstellung der Polarisation des Himmelslichtes. Die Schwingungsrichtung des linear polarisierten Lichtes steht senkrecht zu jedem Großkreis, der durch die Sonne führt, wie für den Sonnenmeridian und für den Großkreis gezeigt wird, der durch den Himmelspunkt  $P_1$  führt. Auch für weitere Punkte auf dem Höhenkreis ist die Schwingungsrichtung des polarisierten Lichtes eingezeichnet (nach WEHNER, 1975b, verändert)

dene Receptortypen besitzen, einen für ultraviolettes und einen für gelbgrünes Licht. DUELLI und WEHNER (1973) haben nun das Polarisationsmuster der Wüstenameise *Cataglyphis bicolor*, die sich in ihrem Wüstenbiotop fast ausschließlich nach dem Sonnenstand orientiert, dadurch zerstört, daß sie die Tiere unter einem Depolarisationsfilter laufen ließen. Die Ameisen konnten dann ihre Sollrichtung mit Hilfe des Sonnenstandes nur noch ungenau einhalten. Ließ man die Ameisen unter verschiedenen Filtern laufen, die unterschiedliche Spektralanteile des Lichtes herausfilterten, dann zeigte sich, daß das Orientierungsvermögen der Tiere dann zusammenbrach, wenn die UV-Anteile des Lichtes herausgefiltert wurden. Das zeigt, daß die Bestimmung der Polarisationsrichtung des Himmelslichtes durch die UV-Receptoren geschieht. Die Verwendung der UV-Anteile für die Polarisationsmessung ist für die Ameisen insofern sinnvoll, als gerade dieser Spektralbereich gegenüber atmosphärischen Störungen am wenigsten anfällig ist.

Aus den Versuchen von DUELLI und WEHNER geht hervor, daß beide Receptortypen von *Cataglyphis* sich auch darin unterscheiden, daß die Receptoren für gelbgrünes Licht polarisationsunempfindlich, die UV-Receptoren dagegen polarisationsempfindlich sind. Die Berechnungen von BERNARD und WEHNER (WEHNER, 1975b) haben nun gezeigt, daß durch die Verdrehung der Rhabdomere die UV-Empfindlichkeit der langen UV-Receptoren völlig verlorengeht, die der kurzen Zellen, von denen man bei der Honigbiene weiß, daß sie ebenfalls ultraviolettsempfindlich sind, erhalten bleibt. Somit können bei der Biene die lan-

gen UV-Rezeptoren als polarisationsunempfindliche, die kurzen als polarisationsempfindliche Empfänger dienen. Zum Erkennen der Polarisationsrichtung werden aber zwei polarisationsempfindliche Rezeptoren mit verschiedenen Richtungen ihrer röhrenförmigen Ausstülpungen gefordert. Da aber zwei verschiedene Rhabdomentypen gleich häufig vorkommen, die sich in der Richtung der Verdrillung unterscheiden, reichen zwei benachbarte Ommatidien, die beide Verdrillungstypen repräsentieren, für die Analyse der Schwingungsrichtung des polarisierten Lichtes aus. Gemeinsam haben sie in den kurzen UV-Rezeptoren polarisationsempfindliche Empfänger mit verschiedenen Vorzugsrichtungen, während die langen UV-Rezeptoren als polarisationsunempfindliche Rezeptoren dienen.

Über die Funktion der drei Stirnagen oder Ocellen weiß man bislang noch recht wenig. Einige Autoren haben angenommen, daß die Ocellen dem Sehen in großer Entfernung dienen, weil sie besonders bei gut fliegenden Insekten ausgebildet sind. Andere Autoren meinten dagegen, sie seien für das Sehen in der Nähe besonders gut geeignet, und wieder andere nahmen an, sie würden für die Entfernungslokalisation in Anspruch genommen. HOMANN (1924) hat bei der Waldameise *Formica rufa* verschiedene physikalische Größen der Ocellen ermittelt, wie den Krümmungsradius, die Brennweite und die Öffnung der Linse, den Abstand der Retina von der vorderen Linsenfläche u.a., und kommt dabei zu dem Schluß, daß die Ocellen von Waldameisen zum Bildsehen völlig ungeeignet sind. Dagegen seien sie relativ lichtstark und sowohl zur Wahrnehmung von Helligkeitsunterschieden als auch zur Wahrnehmung der Lichtrichtung zu gebrauchen. MÜLLER (1931) hat bei Weibchen der Roßameise *Camponotus ligniperda* die Ocellen zulackiert und dann beobachtet, daß diese Tiere nicht, wie sonst, die Helligkeit meiden und dunkle Stellen aufsuchen. Er hielt die Ocellen aufgrund dieser Versuche ausschließlich für Hilfsorgane bei der Phototaxis. – Mit diesen wenigen Untersuchungen ist aber die Funktion der Ocellen sicher noch nicht geklärt.



## 4 Orientierung der Ameisen

In diesem Kapitel geht es nicht um die Orientierung allgemein, sondern um den Spezialfall der Raumorientierung. Unter Raumorientierung versteht man »die Fähigkeit beweglicher Organismen, ihre Ausrichtung und Position zum Umgebungsraum selbstkontrollierend beizubehalten oder zu verändern« (JANDER, 1970). Aus dieser Definition geht hervor, daß die Raumorientierung gewöhnlich eine Bewegungskomponente enthält. Die Bewegungsfolgen sind gerichtet und werden in aller Regel durch Reizquellen außerhalb des Organismus ausgelöst und ihr Ablauf an Außenreizen kontrolliert (GÖRNER, 1973). Nach der Art dieser Außenreize unterscheidet man zwischen optischer Orientierung, Schwerkraftorientierung, chemischer Orientierung u.a.. Auf die Fähigkeit von Ameisen zur optischen und zur Schwerkraftorientierung sind wir schon im vorigen Kapitel eingegangen, weil sie mit dem Bau bestimmter Sinnesorgane und mit verhaltensphysiologischen Methoden ihrer Untersuchung eng verbunden ist. In ihrer Orientierung unterscheiden sich verschiedene Ameisenarten zum Teil ganz erheblich, wie z.B. augenlose Wanderameisen und die meist optisch orientierte Wüstenameise *Cataglyphis*. Andererseits stehen wahrscheinlich allen Ameisen verschiedene Arten der Orientierung zur Verfügung, zwischen denen in verschiedenen Situationen gewechselt werden kann.

### 4.1 Optische Orientierung

Ameisen können sich auf verschiedene Weise optisch orientieren. Sie können entweder markante Gegenstände ihrer Umgebung als Orientierungshilfen verwenden, wie es schwärmende Roßameisen und die Geschlechtstiere vieler anderer Arten tun, die ihren Flug in Richtung besonders auffallender Geländemarken lenken. Ameisen können auch Lichtquellen zur Orientierung verwenden – im Freiland kommen dafür die Sonne und der Mond in Frage – und sich entweder auf die Lichtquelle zu oder von ihr weg bewegen (positive oder negative Phototaxis), oder sie können einen bestimmten Winkel zur Lichtquelle einhalten, was als Menotaxis bezeichnet wird. Schließlich sind einige Ameisen in der Lage, die Schwingungsrichtung des polarisierten Himmelslichtes wahrzunehmen und als Orientierungshilfe zu verwenden.

Die Fähigkeit von Ameisen, sich nach einer Lichtquelle zu orientieren, hat als erster LUBBOCK (1894) nachgewiesen, der mit der Gartenameise *Lasius niger* experimentierte. In einer ersten Versuchsreihe hat LUBBOCK gezeigt, daß sich seine Versuchstiere nicht nach den Wegmarken richteten, die er ihnen als Orientierungshilfen angeboten hat. Seine aufrecht gestellten Bleistifte wurden von den Tieren ebensowenig als Orientierungshilfen verwendet, wie eine Allee von Holzklötzchen, zwischen denen er die Ameisen hindurch wandern ließ. Für eine weitere Versuchsreihe baute LUBBOCK eine Drehscheibe, die aus drei unabhängig voneinander drehbaren, konzentrisch angeordneten Ringen bestand. Diese

Drehscheibe stellte LUBBOCK so auf, daß die Ameisen sie überqueren mußten, um zu ihren Larven zu gelangen. Drehte er eine der Scheiben, auf der sich gerade eine Ameise befand, um  $180^\circ$ , dann drehte sich das Tier ebenfalls und lief in der ursprünglichen Richtung weiter. Diese Reaktion trat bei den Ameisen auch dann auf, wenn mit der Drehung der Scheibe auch die Stellung der anderen Scheiben untereinander vertauscht wurde, so daß eine Orientierung nach Geruchsspuren ausgeschlossen war. Anders war die Reaktion der Ameisen auf die Drehung der gerade begangenen Scheibe dann, wenn das Licht im Labor abgeschirmt wurde, das aus zwei Kerzen in der Nähe des Nestes bestand. Zu diesem Zweck stülpte LUBBOCK eine Hutschachtel über die Drehscheibe. Die Schachtel enthielt eine Eintritts- und eine Austrittsöffnung für die Ameisen und ein Beobachtungsloch für den Experimentator. Unter dieser Schachtel korrigierten von 30 Ameisen nur 11 ihre Laufrichtung, nachdem die Scheibe gedreht worden war, während 19 Tiere in der neuen Richtung weiterliefen. Wurde die Scheibe nur um  $90^\circ$  gedreht, dann korrigierte unter der Schachtel keine der Ameisen ihren Kurs.

Diese Versuche zeigten schon, daß das Licht für die Orientierung der Ameisen von Bedeutung ist. LUBBOCK entfernte nun die Schachtel von der Drehscheibe und stellte das Licht in die entgegengesetzte Seite des Raumes, während er gleichzeitig eine Ameise um  $180^\circ$  drehte. Das Ergebnis war eindeutig. Keine der untersuchten Ameisen korrigierte ihren Kurs, vielmehr liefen alle Tiere in die durch die Drehung gegebene Richtung weiter. Schließlich stellte LUBBOCK nur die Kerzen um, ohne die Scheiben zu drehen, und fand, daß von 7 Ameisen 5 augenblicklich umdrehten und in die entgegengesetzte Richtung weiterliefen.

Daß Ameisen auch im Freiland Lichtquellen zur Orientierung verwenden, konnte SANTSCHI (1911) mit seinem berühmt gewordenen Spiegelversuch zeigen. Er beschattete mit einem großen Schirm Arbeiterinnen der körnersammelnden Ameise *Messor barbarus*, die auf dem Rückweg zum Nest waren, und reflektierte mit einem großen Spiegel das Bild der Sonne in die entgegengesetzte Richtung. Die Tiere kehrten daraufhin sofort um und liefen in eine Richtung von  $180^\circ$  zu ihrem bisherigen Kurs. Sobald SANTSCHI den Spiegel entfernte, drehten die Ameisen abermals um und liefen wieder auf ihrem alten Kurs weiter. Mit diesem Spiegelversuch konnte SANTSCHI die Ameisen in jede beliebige Richtung lenken.

Diese Versuche von SANTSCHI zeigten, daß sich Ameisen unter natürlichen Bedingungen nach dem Stand der Sonne orientieren können, indem sie einen bestimmten Winkel zur Sonne einhalten (Lichtkompaß-Orientierung). Die Änderung des Sonnenstandes, die bei dieser Kompaßorientierung zu Mißweisungen führen muß, wird nach SANTSCHI von den Ameisen einkalkuliert. Sie halten sich nicht stur an einen bestimmten Winkel, sondern verändern ihn entsprechend dem Stand der Sonne.

Diese Fähigkeit der Ameisen, bei der Sonnenkompaß-Orientierung ihren Winkel zur Sonne entsprechend dem Sonnenstand zu verändern, konnte von BRUN (1914) allerdings nicht bestätigt werden. Er hat Ameisen (*Lasius niger*) im Freiland in einen dunklen Behälter eingeschlossen und nach einer gewissen Zeit wieder freigelassen. Die Tiere änderten nach dieser Zeit ihre ursprüngliche Lauf-

richtung um den Betrag, um den sich der Sonnenstand in der Zwischenzeit verändert hatte. Das geht z.B. aus folgendem Protokoll von BRUN (1914) hervor: »10. August 1913, 15 Uhr. Nach zweitägigem Gewitterregen. Kurze Sonnenblicke. Eine *Lasius* geht während eines kurzen Sonnenblickes von N 7 cm nach links und biegt dann rechtwinklig auf den Sandplatz um; sie marschiert fast geradlinig, genau der Sonne entgegen. Wie sie bei X ankommt, verbirgt sich die Sonne hinter einer Wolkenwand; – das Tier macht Miene umzukehren: In diesem Augenblick stülpe ich ein zylindrisches Blechgefäß (5 cm Durchmesser) über die Ameise und lasse sie darin gefangen. Es ist genau 3 Uhr nachmittags. In den nächsten zwei Stunden regnet es fast ununterbrochen; erst kurz vor 5 Uhr bricht die Sonne wieder durchs Gewölk. Punkt 5 Uhr nehme ich den Blechzylinder weg. Die *Lasius* sitzt im Zentrum des kleinen, durch denselben im Sand markierten Kreises, Kopf nach Westen. Sie dreht sich langsam um, stellt sich so, daß ihr Kopf genau von der Sonne abgewendet ist, und marschiert in dieser Richtung langsam und fast geradlinig nach dem Ostende des Platzes zurück, wo sie mit einem seitlichen Fehler nach rechts von zirka 30 cm ankommt. Sie geht noch 7 cm dem Einfaßstein entlang nach rechts – also genau so weit, als sie zu Beginn der Hinreise nach links gegangen war –, kehrt dann plötzlich um und korrigiert den ganzen seitlichen Fehler nach links bis N. (Zwischen den beiden Steinen macht sie allerdings Miene einzuschwenken, sucht also offenbar den Nesteingang einen Stein zu früh.). Der Winkel zwischen der Hauptrichtung der Hinreise und der Rückreise beträgt 30° nach rechts, also genau so viele Bogengrade, als die Sonne während der zwei Stunden, wo die Ameise gefangen saß, am Himmel nach links gewandert ist.« (Abb. 4.1).

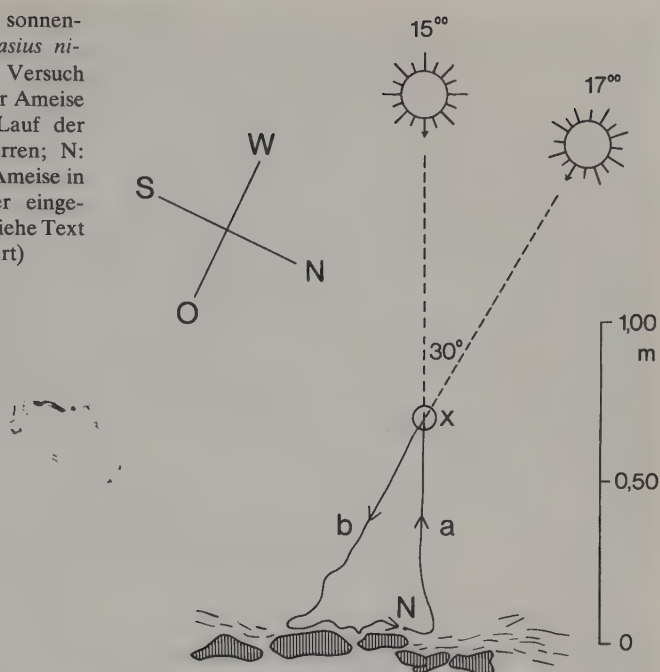
Dieser Versuch spricht ebenfalls für eine Lichtkompaß-Orientierung von Ameisen, ohne daß er allerdings die Fähigkeit der Ameisen bestätigt, die Änderung des Sonnenstandes zu verrechnen. Bei der Raubameise *Formica (Raptiformica) sanguinea* kam BRUN dagegen zu anderen Ergebnissen; die Arbeiterinnen behielten nach dem Einsperren ihre frühere Laufrichtung bei. BRUN schließt aus diesen Versuchen allerdings nicht auf die Fähigkeit der Ameisen, die Änderung des Sonnenstandes zu verrechnen, sondern nimmt an, daß sich *Formica (Raptiformica) sanguinea* auf ihren Einzelwanderungen hauptsächlich nach Landmarken orientiert. Diese Deutung wurde von BRUN allerdings nicht experimentell überprüft.

In späteren Jahren ist bei mehreren Insektenarten, wie Bienen und Käfern, gezeigt worden, daß sie die Änderung des Sonnenstandes bei ihrer Sonnenkompaß-Orientierung tatsächlich einkalkulieren. JANDER hat daraufhin (1957) die Versuche von BRUN wiederholt, indem er von einzelnen *Lasius niger*-Arbeiterinnen zunächst die Laufrichtung bestimmte, dann eine lichtdichte Schachtel über die Versuchstiere stülpte und sie nach zweistündiger Einzelhaft weiterlaufen ließ. Die Ergebnisse von 125 Einzelversuchen zeigten, daß die Ameisen meist in ihrer alten Richtung weitergelaufen sind und sich somit deutlich anders verhielten als in den Versuchen von BRUN.

JANDER hat diese Versuche auch mit der Waldameise *Formica rufa* wiederholt und dabei drei verschiedene Methoden angewendet: Richtungsdressur beim



Abb. 4.1: Darstellung des sonnenorientierten Laufs einer *Lasius niger*-Arbeiterin nach einem Versuch von BRUN, 1914. a: Lauf der Ameise vor dem Einsperren; b: Lauf der Ameise nach dem Einsperren; N: Nest; X: Stelle, an der die Ameise in einen lichtdichten Behälter eingesperrt wurde. Einzelheiten siehe Text (nach BRUN, 1914, verändert)



Puppeneintragen, Fluchtdressur und Versetzungsversuche. Mit allen 3 Methoden wurde auf dem Dach des Instituts experimentiert und dadurch ausgeschlossen, daß sich die Ameisen nach Landmarken orientierten. Übereinstimmend zeigten nun alle Versuche, daß die Laufrichtungen der Tiere vor und nach dem Einsperren im Mittel nur um  $2^\circ$  nach rechts abwichen und damit nahezu gleichblieben, obwohl sich der Sonnenstand inzwischen um  $35^\circ$  geändert hatte. Daraus kann man schließen, daß die Ameisen in ihrem dunklen Behälter die Änderung des Sonnenstandes einkalkuliert hatten und nach ihrer Freilassung unter dem entsprechend veränderten Winkel zur Sonne weitergelaufen sind.

In zwei Versuchen, die JANDER in den Monaten März und April mit Waldameisen-Arbeiterinnen durchführte, die das Nest nach der Winterruhe noch nicht verlassen hatten, wichen die Ameisen nach dem Einsperren um einen Betrag von ihrer alten Laufrichtung ab, der im Mittel der Änderung des Sonnenstandes während der Zeit des Einsperrens entsprach. JANDER schließt aus diesen Versuchen, daß die Fähigkeit der Ameisen, trotz der Änderung des Sonnenstandes kompaßgetreu zu laufen, individuell erlernt werden muß. Damit läßt sich möglicherweise auch der Widerspruch zwischen den Versuchen von BRUN und JANDER an *Lasius niger* erklären. Obwohl BRUN seine Versuche im August durchgeführt hat, ist es möglich, daß er zufällig mit frisch geschlüpften und somit unerfahrenen Arbeiterinnen gearbeitet hat.

Für die Lichtkompaß-Orientierung der Ameisen spielt nicht nur die Sonne,

sondern offenbar auch der Mond eine gewisse Rolle. Das geht aus Beobachtungen an der Knotenameise *Monomorium salomonis* (SANTSCHI, 1923) und aus Versuchen mit der Waldameise *Formica rufa* (JANDER, 1957) hervor. Bei den Waldameisen fand JANDER, daß die Arbeiterinnen auch bei Vollmond ihre Brut einsammeln und ins Nest transportieren, die er zuvor in einer Arena verstreut hatte. Wenn dabei der Mond für die Ameisen abgedeckt und in eine andere Richtung gespiegelt wurde, dann änderten auch die bruteintragenden Arbeiterinnen ihre Laufrichtung um den entsprechenden Betrag.

Den Mechanismus der Lichtkompaß-Orientierung hat JANDER (1957) bei *Formica rufa* untersucht. Er unterscheidet dabei zwischen der ›Grundorientierung‹ (negative und positive Phototaxis) und der ›abgeleiteten Orientierung‹ (Menotaxis). Kennzeichnend für die Grundorientierung ist es, daß sie angeboren ist und daß meist nur eine Einstellungsmöglichkeit zur Verfügung steht: Im Fall der positiven Phototaxis die Einstellung zum Licht hin, im Fall der negativen Phototaxis die Einstellung vom Licht weg. Bei der abgeleiteten Orientierung ist das anders. Bei der Menotaxis stehen den Tieren praktisch beliebig viele Richtungen, bezogen auf die Reizquelle zur Verfügung, und es ist das Ergebnis eines Lernvorgangs, welche der möglichen Richtungen eingeschlagen wird.

Bei *Formica rufa* fand JANDER beide Arten der Orientierung. Frisch geschlüpfte Ameisen und solche, die das erstmalig ihr Nest verlassen, orientieren sich phototaktisch. Man sieht das daran, daß die jungen Ameisen und auch die Königinnen sofort das Dunkle aufsuchen, wenn man das Nest aufdeckt (negative Phototaxis), und daß die Ameisen auf ihren ersten Ausflügen aus dem Nest in Richtung zur Sonne laufen (positive Phototaxis). Auf ihrem Rückweg laufen diese Tiere dann vom Licht weg und finden auf diese Weise wieder ins Nest, wobei im Nahbereich des Nestes – und wahrscheinlich nicht nur hier – andere Orientierungsmechanismen hinzukommen. Der phototaktische Lauf der Ameisen verläuft in aller Regel nicht geradlinig; sie pendeln vielmehr in ihrem Lauf zwischen einem Mittelwert hin und her. Eine Ameise, die gerade den Mittelwert einhält, befindet sich in der **Mittellage**; die Richtung zwischen der Mittellage der Tiere und der Objektmittle wird als **Fixierrichtung** bezeichnet. Der Winkel  $\alpha$  zwischen der Laufrichtung und der Fixierrichtung ist bei positiver Phototaxis  $0^\circ$ , bei negativer Phototaxis  $180^\circ$ . Die Stelle des Auges, die in der Mittellage gereizt wird, heißt **Fixierstelle**. Je stärker ein Tier sich aus der Mittellage entfernt, desto stärker wird die Drehtendenz der Ameise.

Für die Fähigkeit der Ameisen, ihren Lauf auf eine Lichtquelle hin oder von ihr fort zu richten, fordert JANDER verschiedene zentralnervöse Instanzen. Ein **Integrationszentrum** vergleicht die Stärke, mit der die einzelnen Ommatidien der Komplexaugen gereizt werden, und wirkt auf ein **Lagezentrum** ein, in dem diese Werte mit denen aus anderen Sinnesorganen, z.B. von Schweresinnesorganen, verglichen werden. Das Lagezentrum seinerseits beeinflusst den **Koordinationsmechanismus** der Beine, was schließlich zu entsprechenden Drehbewegungen führt. Ungeklärt ist bis heute noch der physiologische Unterschied zwischen positiver und negativer Phototaxis. Außerdem weiß man noch nicht, auf welche

Weise eine bislang noch unbekannte Instanz dafür sorgt, daß sich die Ameisen einmal positiv, ein andermal negativ phototaktisch orientieren.

Die menotaktische Orientierung ist wesentlich plastischer als die phototaktische. Sie erlaubt der Ameise, jeden beliebigen Winkel zur Lichtquelle einzuhalten, wobei die Wahl des Winkels von Lernvorgängen aus früheren Läufen abhängt. In früheren Jahren nahm man an, daß die Ameisen auf ihrem Rückweg zum Nest genau ihrem Hinweg folgen. Nach PIÉRON (1904) speichern die Ameisen sämtliche während des Hinwegs gemachten Einstellbewegungen und Drehungen in einem reversiblen »kinaesthetischen Gedächtnis« und realisieren sie auf dem Rückweg in umgekehrter Reihenfolge, wobei aus dem Ausmaß der Ermüdung auf die Distanz geschlossen wird. Nach heutigem Verständnis besteht der zentrale Punkt der **kinaesthetischen Orientierung** darin, daß sie ohne »richtende Außenreize« (GÖRNER, 1973) abläuft und daß »die Rauminformation den vom Organismus selbst erzeugten Signalen entnommen (wird), die mit der Raumlage und deren Änderungen unter Normalbedingungen notwendig gekoppelt sind« (MITTELSTAEDT und MITTELSTAEDT, 1973). Eine solche Orientierung nach Eigeninformation wird nach MITTELSTAEDT und MITTELSTAEDT als **idiothetische Orientierung** bezeichnet, wobei zwischen idiothetischer Richtungs- und Entfernungsorientierung unterschieden wird. In den Fällen, in denen die Rauminformation der Lagebeziehung des Tieres zu räumlich geordneten physikalischen Faktoren entnommen wird, spricht man entsprechend von **allothetischer Orientierung** (MITTELSTAEDT und MITTELSTAEDT, 1973).

Die Waldameisen, die JANDER (1957) untersuchte, können allerdings sowohl aus dem Hin- wie aus dem Rückweg lernen und daraus die Luftlinienrichtung ermitteln. Dabei ließ sich zeigen, daß nach einem Lauf die Luftlinie zum Nest nicht so sicher gefunden wird wie nach wiederholten Läufen. Die als »Ausgangsfehler« bezeichnete Differenz zwischen der tatsächlichen Laufrichtung und der Richtung der Luftlinie ist eine vorübergehende Erscheinung und spielt unter natürlichen Bedingungen wahrscheinlich keine große Rolle. Allein aus idiothetischen Informationen sind die Waldameisen nach JANDER nicht in der Lage, eine Laufrichtung zu erlernen. Damit ist allerdings noch nicht ausgeschlossen, daß sich nicht mit anderen Versuchsmethoden, wie sie etwa MITTELSTAEDT-BURGER (1972) bei anderen Insekten angewandt hat (»KompromißEinstellung«), doch eine idiothetische Komponente bei der Orientierung von Ameisen nachweisen läßt (GÖRNER, 1973).

Während bei der Phototaxis die Fixierstelle im Insektenauge angeboren ist und es nur zwei solche Fixierstellen gibt, eine für die positive und eine für die negative Phototaxis, gibt es bei der Menotaxis sehr viele mögliche Fixierstellen, und es ist eine im einzelnen noch ungeklärte Frage, wie die jeweilige Fixierstelle bei der Menotaxis zustande kommt. Nach der von JANDER aufgestellten **Kompensationstheorie** der Menotaxis ist bei erfahrenen Ameisen, die sich menotaktisch orientieren, die phototaktische Grundorientierung nicht erloschen, sondern weiterhin wirksam. Liegt die Fixierstelle im vorderen Bereich der Augen, dann zeigt sich darin eine positive Phototaxis, liegt sie im hinteren Augenbereich, dann



macht sich die negative Phototaxis geltend. Für die Differenz zwischen der Richtung der Grundorientierung und der jeweiligen menotaktischen Richtung sorgt nach dieser Theorie von JANDER ein **Kommandozentrum**, das zusammen mit dem Integrationszentrum und anderen Instanzen auf das Lagezentrum einwirkt und ein »Drehkommando« liefert, durch das die Fixierstelle beider Augen verschoben wird. Bei der Rückkehr zum Nest ändert sich die Stimmung der Ameisen von Ausflugs- zu Neststimmung, was zu einem Wechsel von positiver zu negativer Phototaxis, zur Verschiebung der Fixierstelle vom vorderen in den hinteren Augenbereich und damit zum Umkehren der Ameise um  $180^\circ$  führt (Abb. 4.2).

In Wirklichkeit ist die Orientierung der Ameisen sicher noch viel komplizierter, da außer weiteren optischen (Polarisationsmuster des Himmelslichtes und Geländemarken) auch noch andere Orientierungshilfen hinzukommen, wie Steigungen oder Gefälle in der Umgebung des Nestes oder auch chemische Spuren, die von den Ameisen gelegt werden.

Die Fähigkeit von Ameisen, sich nach der Schwingungsrichtung des polarisierten Himmelslichtes zu orientieren, wurde zuerst von SCHIFFERER (nach v. FRISCH, 1950) an *Lasius niger* bewiesen. Er dressierte die Tiere darauf, unter einer Polarisationsfolie ihre Futterstelle zu finden. Dann drehte er die Folie um einen bestimmten Betrag und konnte beobachten, daß die Ameisen sofort um den gleichen Betrag von ihrer bisherigen Laufrichtung abwichen. Auch VOWLES (1954b), CATHY (1951) und JANDER (1957) experimentierten mit Polarisationsfolien und konnten zeigen, daß außer *Lasius niger* auch *Myrmica laevinodis* (VOWLES), *Formica rufa*, *Tetramorium caespitum* und *Tapinoma erraticum*

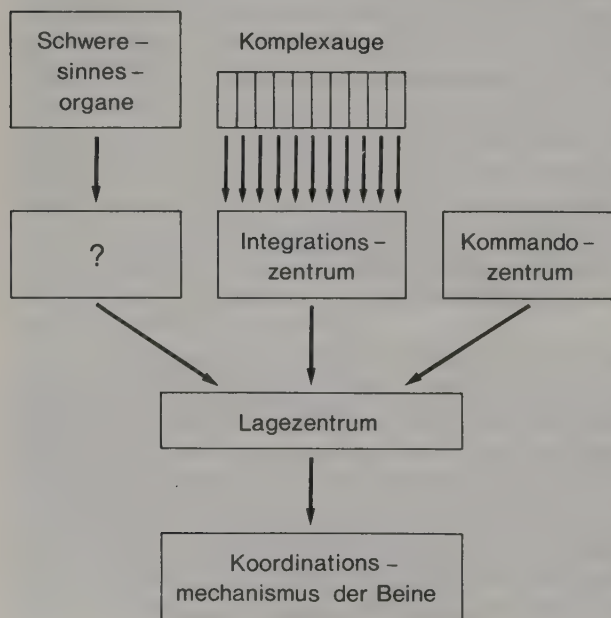


Abb. 4.2: Schematische Darstellung des Einflusses verschiedener zentralnervöser Instanzen auf die Orientierung von Waldameisen (nach JANDER, 1957; Einzelheiten siehe Text)

(JANDER) die Schwingungsrichtung polarisierten Lichtes als Orientierungshilfe verwenden können.

Die Orientierung nach der Schwingungsrichtung des polarisierten Lichtes und die Sonnenkompaß-Orientierung sind unter natürlichen Bedingungen keine Gegensätze; sie ergänzen sich vielmehr gegenseitig, da beide Orientierungshilfen sich mit der Wanderung der Sonne gemeinsam ändern. Setzt man nun bei der Waldameise *Formica rufa* die Polarisationsrichtung des Himmelslichtes mit dem Sonnenstand in Konkurrenz, indem man die Polarisationsrichtung gegenüber dem Sonnenstand um beispielsweise  $50^\circ$  verschiebt, dann laufen die Waldameisen in eine Kompromißrichtung. Verschiebt man aber die Polarisationsrichtung und den Sonnenstand gegeneinander um  $180^\circ$ , dann richten sich die Waldameisen ausschließlich nach der Schwingungsrichtung des polarisierten Lichtes (JANDER, 1957). Aus diesem Grund mißlingt bei Waldameisen und einer Reihe anderer Ameisen unter vielen Bedingungen der SANTSCHI'sche Spiegelversuch.

Zur Orientierung der Ameisen nach dem Polarisationsmuster des Himmels reicht es nun nicht aus, daß die Tiere fähig sind, die Lichtvektoren an verschiedenen Himmelspunkten zu bestimmen. Sie müssen darüber hinaus in der Lage sein, aus der Kenntnis des gesamten Polarisationsmusters heraus die jeweilige Sollrichtung zu berechnen. Ein Himmelspunkt allein liefert aber wegen der Symmetrieeigenschaften des Polarisationsmusters mehrdeutige Information, wie aus der Abb 3.12 hervorgeht. So kann eine Ameise beim Blick auf einen Himmelsausschnitt im Zenit zwar den Sonnenmeridian bestimmen, der senkrecht zur Polarisationsrichtung im Zenit verläuft, aber nicht zwischen den beiden Hälften des Meridians unterscheiden. Die Ameise wird daher zwei um  $180^\circ$  abweichende Richtungen als gleichwertig betrachten, wie auch Versuche an Ameisen und an Honigbienen, die nur einen kleinen Himmelsausschnitt sehen konnten, zeigen (WEHNER, 1975b).

Tatsächlich aber stehen den Ameisen unter natürlichen Bedingungen meist mehrere und größere Himmelsbereiche zur Verfügung. Die Frage ist nun, ob die Ameisen mit einem Teil ihrer Ommatidien aus beliebigen Himmelsregionen ihren Kurs berechnen oder aber mit allen Ommatidien, die einen bestimmten Himmelsbereich anvisieren. Die Entscheidung zwischen diesen beiden Alternativen konnte DUELLI (1974, 1975) dadurch treffen, daß er das Sehfeld der Ameisen durch teilweises Zulackieren der Augen einengte bzw. indem er die »Himmelssicht« der Tiere durch ein über den Ameisen mitrollendes »Planetarium« begrenzte. Es zeigte sich bei diesen Versuchen, daß nahezu alle Himmelsbereiche für die Bestimmung des Navigationskurses gleichwertig sind, daß aber nur bestimmte Augenbezirke für die Messungen geeignet sind.

Das stimmt auch mit Untersuchungen an den Augen von Bienen überein, bei denen v. FRISCH (1965) fand, daß ein bestimmter Augenbezirk mit einem Durchmesser von  $11-15^\circ$  für die Bestimmung des Polarisationskurses ausreicht. ZOLOTOV und FRANTSEVICH (1973) geben an, daß mindestens 25–50 Ommatidien zur Bestimmung der Lichtvektoren ausreichen, daß aber für die volle Orientierungsleistung 150–200 Ommatidien nötig seien. Bei der Wüstenameise *Cata-*

*glyphis bicolor* wird dazu ein Augenbereich von  $20^\circ$  mit 30–60 Ommatidien benötigt. Der geringste Augenbereich, der statistisch gerade noch eine Orientierung nach dem Polarisationsmuster erkennen läßt, umfaßt  $10^\circ$  bzw. 7–19 Ommatidien (DUELLI, 1975).

Sobald man einen Teil des polarisationsempfindlichen Bezirks auf den Augen der Wüstenameise gegen Himmelslicht abschirmt, korrigieren die laufenden Ameisen ihre Kopfstellung in der Weise, daß dieser polarisationsempfindliche Augenbezirk wieder auf den freien Himmel gerichtet wird. Eine Abschirmung um beispielsweise  $15^\circ$  führt dazu, daß die Ameisen ihren Kopf ebenfalls genau um  $15^\circ$  anheben und damit mit dem polarisationsempfindlichen Augenbereich über die Abschirmung schauen (DUELLI, 1974, 1975).

Unter natürlichen Bedingungen werden auf bestimmten Ommatidien bestimmte Himmelsbereiche abgebildet. Wenn aber die Ameisen im Experiment gezwungen werden, ihren Kopf anzuheben, dann müssen sie für die korrekte optische Orientierung Informationen darüber bekommen, um wieviel sie ihren Kopf angehoben haben. Diese Information wird den Ameisen z.T. von den Borstenfeldern des Halsgelenks geliefert, die ja als Proprioceptoren die Kopfstellung gegenüber dem übrigen Körper messen. Damit tragen Meldungen von Mechanoreceptoren dazu bei, das Höhenliniensystem des Auges auf Raumkonstanz zu eichen (WEHNER, 1975a,b). Außer dem Halsgelenk sind auch die Beine an dieser Eichung beteiligt, die durch Schrägstellung des Thorax die Kompensationsleistung des Halsgelenks nicht nur unterstützen, sondern den größeren Teil übernehmen. Auch die Kompensation durch die Vorderbeine wird durch proprioceptive Borstenfelder kontrolliert. Die Aufteilung der Kompensation auf zwei verschiedene Mechanismen geschieht nach WEHNER aus meßtechnischen Gründen. Würde nämlich das Halsgelenk die Winkeländerung allein übernehmen, dann wären die beteiligten Sinnesborsten so stark abgebogen, daß damit ihr dynamischer Meßbereich überschritten würde und sie die Winkeländerung nicht mehr genau genug signalisieren könnten. Durch die Unterstützung der Vorderbeine wird das Nackenorgan stets in seinem meßtechnisch günstigsten Arbeitsbereich gehalten.

Außer nach Himmelsmarken können sich Ameisen auch nach Landmarken orientieren, was schon aus sehr frühen Untersuchungen, etwa von WASMANN (1901) hervorgeht. JANDER (1957) hat in seinen Versuchen mit der Waldameise *Formica rufa* Land- und Himmelsmarken miteinander in Konkurrenz gesetzt, indem er die *rufa*-Arbeiterinnen zunächst im Institutsgarten darauf dressierte, in einer bestimmten Richtung ihr Nest zu finden. Dann hat er die Versuchsarena auf dem Dach des Instituts aufgestellt und die Ameisen darauf dressiert, das Nest in einer Richtung zu suchen, die gegenüber der Erstdressur, bezogen auf die Himmelsmarken, um  $90^\circ$  abwich. Wurden dann die Ameisen wieder in den Institutsgarten gebracht und die Arena so aufgestellt wie bei der Erstdressur, dann war der Konflikt für die Ameisen gegeben. Die Landmarken (Erstdressur) wiesen in eine andere Richtung als die Himmelsmarken (Zweiddressur). Die Ameisen reagierten auf diese Situation in der Weise, daß sie eine Kompromißrichtung zwi-



schen beiden Dressuren einschlugen und dadurch zeigten, daß sie sowohl Land- als auch Himmelsmarken zur Orientierung verwenden. Stehen den Tieren keine Himmelsmarken zur Verfügung, wie etwa bei stark bewölktem Himmel, dann richten sich die Waldameisen ausschließlich nach den Geländemarken. Die Orientierung der Ameisen nach Geländemarken setzt voraus, daß sie in der Lage sind, verschiedene Landschaftsbilder zu vergleichen und Unterschiede wahrzunehmen. Dazu muß es im Zentralnervensystem der Ameisen eine Instanz geben, die die verschiedenen komplexen Landschaftsbilder auf bestimmte Muster hin befragt und dann die Entscheidung für die Laufrichtung fällt. Nach JANDER (1963) wird eine solche Instanz als **Detektor** bezeichnet.

Von Bienen und Hummeln weiß man, daß sie verschiedene Detektoren besitzen. Beim Nahrungsanflug dominiert ein »Musterdetektor«, der auf die Raumlage, die Raumverteilung und die Häufigkeit von Hell-Dunkel-Grenzen anspricht. Beim Flug der Bienen und Hummeln zum Nest überwiegt ein sog. »Dunkelzentrum-Detektor«, der auf dunkle Objekte einer bestimmten Größe optimal anspricht.

Bei Waldameisen (*Formica rufa*, *F. polyctena* und *F. nigricans*) fand VOSS (1967) vier verschiedene Detektoren. Ein »Dunkeldetektor«, der sich vom Dunkelzentrum-Detektor der Bienen und Hummeln dadurch unterscheidet, daß er auf keine bestimmte Größe dunkler Objekte maximal anspricht, reagiert auf alle dunklen Objekte über einer bestimmten Größe mit gleicher Wirksamkeit. Als zweiten Detektor fand VOSS, entsprechend dem Dunkeldetektor auch einen »Helldetektor«. Der dritte von VOSS gefundene Detektor ist ein »Vertikalkantendetektor«, der auf vertikal verlaufende schwarz-weiße Kontrastlinien anspricht. Diese drei Detektoren scheinen den Ameisen angeboren zu sein. Frisch geschlüpfte Ameisen bevorzugen bei ihrem Lauf spontan weiße und rein schwarze Flächen gegenüber gemusterten und vertikal verlaufende Streifen gegenüber horizontal verlaufenden. Durch Dressur kann man die Ameisen aber dazu bringen, daß sie entgegen ihrer spontanen Neigung gegliederte Flächen gegenüber rein schwarzen oder weißen Flächen bevorzugen. Der Vertikalkantendetektor dagegen ist durch Dressur nicht zu beeinflussen; man kann die Ameisen also nicht darauf dressieren, daß sie horizontal verlaufende Streifen gegenüber vertikal verlaufenden bevorzugen. Einen vierten Detektor bezeichnet VOSS als »Gliederungsdetektor«, der nur auf den Grad der Gliederung anspricht, gegen Formänderungen im Kontrastmuster aber unempfindlich ist.

Die Koppelung zwischen der Orientierung nach Geländemarken und der Orientierung nach dem Sonnenstand hat WEHNER (1968) bei der Wüstenameise *Cataglyphis bicolor* untersucht. WEHNER hat unter natürlichen Bedingungen in Israel einzelne Arbeiterinnen außerhalb des Nestes gefangen und um 180° zur ursprünglichen Laufrichtung und damit jenseits der Nestöffnung in verschiedenen Entfernungen wieder freigelassen. Dadurch wurden für die Ameisen Geländemarken und Sonnenstand in Konkurrenz gesetzt. Folgt den Ameisen nämlich weiterhin ihrem Sonnenkurs, dann entfernten sie sich weiter vom Nest; fanden aber diese offenbar rein optisch orientierten Ameisen wieder zum Nest zurück,

dann nur durch die Orientierung nach Geländemarken. Die Ergebnisse zeigten, daß die Arbeiterinnen um so leichter zum Nest zurückfanden, je dichter sie am Nest freigesetzt wurden. Das spricht dafür, daß sich die Ameisen im Nahbereich des Nestes gegen den zuvor eingeschlagenen Sonnenkurs orientieren und aufgrund bekannter Geländemarken zum Nest zurückfinden. Im Fernbereich aber, im Abstand von über etwa 8 m vom Nest, können die Ameisen offenbar keine bekannten Geländemarken mehr ausmachen und bleiben bei ihrem Sonnenkurs, der sie weiter vom Nest fortführt. – Beim Fehlen aller optischen Orientierungshilfen – das hat DÉLYE (1974) während einer totalen Sonnenfinsternis beobachtet – sind die *Cataglyphis*-Arbeiterinnen vollends unfähig, sich zu orientieren. Sie verharren bewegungslos an der Stelle, an der sie sich gerade befinden.

## 4.2 Chemische Orientierung

Eine große Zahl von Ameisenarten legt mit bestimmten Drüsenprodukten Spuren, die von ihnen selber und von ihren Nestgenossen als Orientierungshilfen verwendet werden (vgl. Kap. 5). Wenn man bisher auch noch nicht die Sinnesorgane kennt, mit denen Ameisen ihre Spursubstanz wahrnehmen, so sprechen doch Verhaltensversuche, wie an der Wanderameise *Eciton* (VOWLES, 1955) oder an der glänzend schwarzen Holzameise *Lasius* (*Dendrolasius*) *fuliginosus* (HANGARTNER, 1967) dafür, daß sie auf den Fühlern liegen und auf Duftreize antworten, im Gegensatz etwa zur Termiten *Trinervitermes*, die ihre Spuren mit Geschmacksrezeptoren wahrnimmt (TSCHINKL und CLOSE, 1973). Als Duftstoffe werden auch die Spurstoffe der Blattschneiderameise *Atta texana* wahrgenommen. Das geht aus dem Versuch von TUMLINSON et al. (1972) hervor, die eine künstliche Spur legten und die Ameisen auf einer Kunststoffolie 1 mm über der Spur laufen ließen. Die Versuchstiere konnten auch unter diesen Bedingungen der Spur folgen und zeigten damit, daß sie sich nach dem Duftfeld der Spur orientieren.

Das Duftfeld einer Ameisenspur wurde von WILSON und BOSSERT (1963) und von BOSSERT und WILSON (1963) bei der Feuerameise *Solenopsis saevissima* genauer untersucht. Es ist dreidimensional und so beschaffen, daß die Duftstoffkonzentration der verdampften Spursubstanz entlang der bedufteten Linie am größten ist und nach den Seiten hin abnimmt (Abb. 4.3). Diese unterschiedliche Duftstoffkonzentration im Duftfeld der Spur ist für die Ameisen der einzige Faktor, der die Richtung der Spur angibt. Nach LINDAUER und MARTIN (1963) gibt es grundsätzlich zwei verschiedene Möglichkeiten, diese Richtung des Duftfeldes zu ermitteln. Man kann entweder nacheinander verschiedene Riechproben entnehmen, sie miteinander vergleichen und durch ein solches »Abtasten des Duft-raumes« die Richtung ermitteln. So kann man mit unpaaren oder mit einseitigen Sinnesorganen einer Duftspur folgen und orientiert sich in diesem Fall **klinotaktisch**. – Tiere mit zweiseitigen Sinnesorganen können gleichzeitig zwei Riechproben von verschiedenen Stellen des Duft-raumes entnehmen, diese Proben mitein-

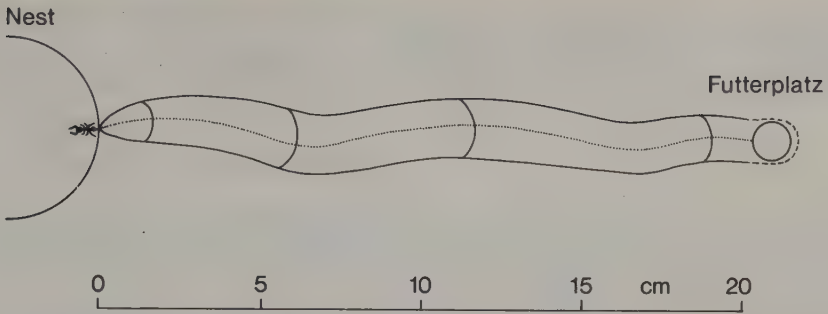


Abb. 4.3: Duftfeld einer Spur der Feuerameise *Solenopsis saevissima*, die auf einer Glasplatte zwischen der Futterstelle und dem Nest von einem Tier gelegt wurde. Nach etwa 100 sec. sinkt die Duftstoffkonzentration unter die verhaltensauslösende Schwelle (nach WILSON und BOSSERT, 1963)

ander vergleichen und sich in ihrem Lauf so einstellen, daß beide Seiten die gleiche Duftintensität melden. Solange das der Fall ist, sind die Tiere sicher, daß sie sich auf der Duftspur fortbewegen. Diese zweite Art der Orientierung in einem Duftfeld, durch simultanen Vergleich zweier Proben, wird als **Osmotropotaxis** bezeichnet.

Für Ameisen hat HANGARTNER am Beispiel von *Lasius (Dendrolasius) fuliginosus* gezeigt, daß beide Orientierungsarten möglich sind. Dabei orientieren sich die Tiere normalerweise tropotaktisch, indem sie die Duftintensitäten, die mit beiden Fühlern gleichzeitig gemessen werden, miteinander vergleichen und ihre Laufrichtung so einstellen, daß die von beiden Fühlern gemessenen Duftintensitäten gleich sind. Das geht aus folgenden Versuchen hervor:

HANGARTNER ließ drei Gruppen von Arbeiterinnen einer Spur folgen, wobei die erste Gruppe unbehandelt blieb, der zweiten Gruppe jeweils ein Fühler entfernt wurde und der dritten Gruppe die Fühler über Kreuz verklebt wurden, so daß der linke Fühler nach rechts und der rechte Fühler nach links zeigte. Es zeigte sich dabei, daß die unbehandelten Tiere der Spur am schnellsten folgten, die einseitig fühleramputierten Ameisen die doppelte Zeit und die Tiere mit verklebten Fühlern gar die fünffache Zeit benötigten. Der Zeitverlust der 2. Gruppe beruhte darauf, daß sich die Tiere mit nur einem Fühler der Spur entlangtasten mußten, während die 3. Gruppe dadurch Zeit verlor, daß sie bei Abweichungen von den überkreuzten Fühlern über die Richtung der Abweichung getäuscht wurden, dann zur verkehrten Seite hin korrigierten und durch Suchschleifen erst wieder zur Spur zurückfanden.

Aus einem weiteren Versuch von HANGARTNER (1967) geht hervor, daß Ameisen mit beiden Fühlern verschiedene Duftintensitäten gleichzeitig messen und unterscheiden können. Es wurden zwei parallele Duftspuren in geringem Abstand voneinander aufgetragen, die zunächst gleich stark waren, von denen aber eine kontinuierlich schwächer wurde. Die Ameisen folgten diesen Spuren zunächst in der Weise, daß sie zwischen den Spuren liefen und mit den Fühlern die



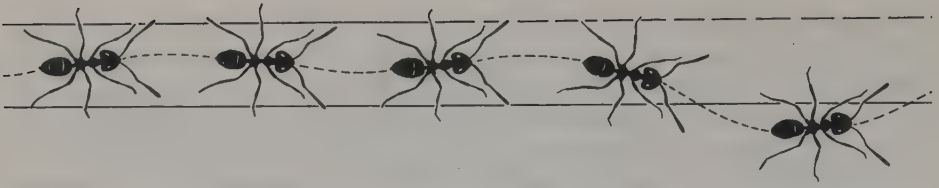


Abb. 4.4: Lauf einer Arbeiterin von *Lasius fuliginosus* auf einer einseitig schwächer werdenden Doppelspur. Auf der ausgezogenen Linie ist die Duftstoffkonzentration doppelt so hoch als auf der gestrichelten Linie (nach HANGARTNER, 1967)

Duftfelder beider Spuren abtasteten (Abb. 4.4). Sobald die Duftintensität der schwächer werdenden Spur unter ein bestimmtes Maß sank, wechselten die Tiere auf die andere Spur über und folgten dieser in leichten Wellenlinien (Abb. 4.4), die auf den Versuch der Tiere schließen lassen, die von beiden Fühlern gemessenen Duftintensitäten in der Balance zu halten.

Bietet man den *fuliginosus*-Arbeiterinnen eine gegabelte Duftspur an, so folgen die Ameisen nur dann in gleicher Häufigkeit in beiden Richtungen der Gabel, wenn die Duftkonzentrationen auf beiden Ästen gleich sind. Aus dem Aufspaltungsverhältnis der Ameisen kann man auf die Mengenverhältnisse der auf beide Schenkel aufgetragenen Spursubstanz schließen (HANGARTNER, 1969a). Das gilt allerdings nur für Laborversuche in einer optisch reizarmen Umgebung. Im Freiland wird dieses Prinzip durch die zusätzliche optische Orientierung vor allem der erfahreneren Arbeiterinnen gestört. Die zusätzliche optische Orientierung der *fuliginosus*-Arbeiterinnen sieht man auch daran, daß der Verlauf der chemischen Spuren in mehreren aufeinanderfolgenden Jahren meist genau gleich ist (GASPAR, 1967).

Auch während die Ameisen der chemischen Spur folgen, können sie sich gleichzeitig noch optisch orientieren. Das geht aus Versuchen von MAREK und WOLKEN (1965) hervor, die Arbeiterinnen von *Solenopsis saevissima* einer Geruchsspur folgen ließen und gleichzeitig die Spur von einer Seite beleuchteten. Löschten sie nun dieses Licht und beleuchteten die Spur von der anderen Seite, dann drehten die Ameisen auf ihrer Spur sofort um und liefen in die entgegengesetzte Richtung.

Bei der Waldameise *Formica polyctena* dominiert die optische Orientierung eindeutig über die chemische. Das zeigen Versuche von ROSENGREN (1971), der die Ameisen im Freiland zwischen optischen und olfaktorischen Reizen wählen ließ. Die chemische Orientierung könnte bei Waldameisen aber unter 3 Bedingungen eine Rolle spielen (HORSTMANN, 1976): 1) Bei akutem Nahrungsmangel, der allerdings selten vorkommt, legen die Kundschafterinnen auf dem Rückweg eine Spur, die stärker wirksam ist als die Spur einer gleich großen Zahl von Arbeiterinnen aus einem ausreichend ernährten Nest (HORSTMANN, 1975b). 2) Auch außerhalb von Notzeiten legen Waldameisen Spuren von den Honigtauquellen zum Nest, die vor allem den Neulingen unter den Außendiensttieren als Hilfe bei der Orientierung zu den Pflanzenläusen dienen könnte. 3) Schließlich

könnte die Spur den Waldameisen auch dazu dienen, sich auch bei dunkler Nacht zu orientieren. Daß eine solche Orientierung bei Nacht möglich ist, geht aus den Beobachtungen von ROSENGREN (1971) hervor.

### 4.3 Schwerkraftorientierung

Von der Fähigkeit der Ameisen, sich nach der Schwerkraft zu orientieren, war schon im Zusammenhang mit den Schwerereceptoren die Rede. Auf einer geneigten Fläche können Ameisen jeden beliebigen Winkel zur Schwerkraft beibehalten und somit den Schwerkraftreiz als Orientierungshilfe verwenden. Eine solche Art der Orientierung, bei der ein bestimmter Winkel zur Richtung der Schwerkraft beibehalten wird, bezeichnet man als **Geomenotaxis**. Geomenotaktische Orientierung hat schon GOETSCH (1934) für *Crematogaster scutellaris* nachgewiesen, außerdem VOWLES (1954b) für *Myrmica ruginodis* und *Myrmica rubra* und MARKL (1964) für *Formica polyctena*. Junge und unerfahrene Arbeiterinnen, das hat JANDER (1957) für *Formica rufa* gezeigt, laufen dagegen zunächst in Richtung der Schwerkraft. Sie sind positiv geotaktisch, auf ihrem Rückweg ins Nest dagegen negativ geotaktisch. Es zeigt sich hier, ebenso wie bei der Orientierung nach Lichtquellen, eine Grundorientierung – hier die Geotaxis, die offenbar angeboren ist – und eine abgeleitete Orientierung – hier die **Geomenotaxis**, die Lernvorgänge voraussetzt.

Aus Versuchen zur Schwerkraftorientierung von *Myrmica*-Arten folgerte VOWLES (1954b), daß die Arbeiterinnen dieser Art wohl einen bestimmten Winkel zur Schwerkraft beibehalten können, daß sie aber nicht zwischen zwei symmetrischen Winkeln – bezogen auf die Vertikale – unterscheiden können ( $\alpha$  und  $360^\circ - \alpha$ ). Ein solches Unvermögen müßte allerdings zu erheblichen Mißweisungen führen und würde bedeuten, daß den Ameisen die Geomenotaxis nicht viel nützen kann. MARKL konnte dann aber – im Gegensatz zu VOWLES – zeigen, daß die von ihm untersuchten Arbeiterinnen von *Formica polyctena* und *Myrmica laevinodis* jeden beliebigen Winkel zur Schwerkraft lernen können und ihn mit keinem anderen Winkel verwechseln.

Bei den Versuchen von MARKL wurden die Ameisen darauf dressiert, unter einem bestimmten Winkel zur Schwerkraft die Futterquelle zu finden. Dabei zeigte sich, daß die Genauigkeit der geomenotaktischen Orientierung der Ameisen begrenzt ist. Die Ameisen wichen in gesetzmäßiger Weise von der Sollrichtung ab, begannen aber nach  $2/3$  bis  $4/3$  ihres Weges in Kreisen herumzulaufen und fanden dann gewöhnlich rasch das Ziel. Dieses rechtzeitige Umschalten auf Suchläufe setzt voraus, daß die Tiere abschätzen können, wieviel ihres Weges sie schon zurückgelegt haben. Mit welchen physiologischen Mitteln den Ameisen das gelingt, ist bisher noch unbekannt.

Das Abweichen der geomenotaktisch orientierten Ameisen von der Sollrichtung ändert sich, nach den Untersuchungen von MARKL, gesetzmäßig mit der Sollrichtung. Bei ihren Ausläufen aus dem Nest wichen die Ameisen von der Soll-

richtung nach oben ab, wenn diese  $30^\circ$ ,  $60^\circ$  oder auf der Gegenseite  $330^\circ$  und  $300^\circ$  betrug. Sie wichen nach unten ab, wenn die Dressurrichtung  $120^\circ$ ,  $150^\circ$  oder auf der Gegenseite  $240^\circ$  und  $210^\circ$  betrug. Bei den Dressurrichtungen, die dazwischen lagen, konnte MARKL keine Abweichungen feststellen. Ähnlich ist es bei den Rückläufen. Nach unten tendierten die Abweichungen bei Sollrichtungen von  $210^\circ$ ,  $150^\circ$ ,  $240^\circ$ ,  $120^\circ$ ,  $270^\circ$  und  $90^\circ$ , nach oben bei Sollrichtungen von  $80^\circ$  und  $90^\circ$ .

Die Ursache für diese **geomenotaktische Fehlorientierung** (MARKL, 1964) ist bislang noch unbekannt. Man weiß eigentlich nur, welche möglichen Ursachen es nicht sind. So konnte MARKL zeigen, daß die Fehlorientierung nicht auf einem Anfangsfehler beruht, wie er beim Lernen des photomenotaktischen Kurses vorübergehend auftritt. Sie hat auch keine mechanischen Ursachen, etwa der Art, daß die Ameisen beim Laufen quer zur Schwerkraftichtung einem stärkeren Drehmoment um ihre Hochachse ausgesetzt sind. Und die Fehlorientierung liegt auch nicht an Besonderheiten der Schweresinnesorgane.

Obwohl sich die geomenotaktische Fehlorientierung nicht mit einer Mißweisung bei der optischen Orientierung in Einklang bringen läßt, bleiben doch einige Gemeinsamkeiten zwischen Schwerkraft- und Lichtorientierung. In beiden Fällen findet man eine angeborene Grundorientierung (positive und negative Geo- und Phototaxis) und eine abgeleitete Menotaxis, bei der ein bestimmter Winkel zur Reizquelle, also zum Licht und zur Schwerkraft gelernt und im Lauf beibehalten wird. Optische und Schwerkraftorientierung sind zentralnervös durch ein gemeinsames Lagezentrum verbunden (vgl. Abb. 4.2), wodurch ein orientierender Lichtreiz durch den Schwerkraftreiz ersetzt werden kann (VOWLES, 1954a; JANDER, 1957). Die Ameisen sind damit, ohne es lernen zu müssen, in der Lage, den Winkel zur Lichtquelle auf einen entsprechenden Winkel zur Schwerkraft zu transponieren. Eine solche Fähigkeit wurde schon früher bei der Honigbiene nachgewiesen, die den Richtungswinkel von der Lichtorientierung – beim Tanzen auf der senkrecht stehenden Wabe – auf die Schwerkraftorientierung transponieren kann.

In den seltensten Fällen aber werden sich Ameisen im Freiland ausschließlich geotaktisch oder ausschließlich phototaktisch orientieren, sondern meist durch Kombination beider und gemeinsam oder einzeln kombiniert mit der chemischen Orientierung. Eine Kombination von geotaktischer und chemischer Orientierung zeigen die Beobachtungen und Versuche von GOETSCH (1934), nach denen sich Arbeiterinnen von *Crematogaster scutellaris*, die auf dem Heimweg ins Nest eine senkrechte Wand emporsteigen mußten, geotaktisch orientierten. Bekamen sie auf diesem Weg Bruchstücke ihrer chemischen Spur auf einem Stück Papier angeboten, dann folgten sie dieser Spur, wenn sie nicht mehr als  $40^\circ$  von ihrem geomenotaktischen Kurs abwich. Differierte die Richtung der Spur um mehr als  $40^\circ$  vom Schwerekurs der Ameisen, dann waren die Tiere in ihrem Lauf unschlüssig. Bei einer Differenz um mehr als  $75^\circ$  folgten die Ameisen ihrem geomenotaktischen Kurs und ließen die Spur unberücksichtigt.



## 5 Kommunikation unter Ameisen

### 5.1 Notwendigkeit und Möglichkeit der Kommunikation unter Ameisen

Die Fähigkeit zur Kommunikation ist eine der wesentlichen Voraussetzungen für soziales Verhalten; und die Ameisen mit ihrem hoch entwickelten und vielfältig ausgeprägten Sozialleben haben ein besonders reichhaltiges Repertoire an Verständigungsmöglichkeiten. Wichtig sind die Kommunikationssignale als Alarm-signale bei der Verteidigung der Nester, als Beutealarm zur Überwältigung von Beutetieren, als Spurstoffe für die Orientierung zur Futterquelle oder auch zur Rekrutierung von Nestgenossen und als Sexuallockstoffe zum Finden und Erkennen der Geschlechtspartner. Auch innerhalb der Kolonie werden die verschiedenen Mitglieder, wie Larven, Puppen, Arbeiterinnen und Königinnen, an bestimmten Signalen erkannt, und selbst für tote Nestgenossen gibt es besondere chemische Erkennungszeichen.

Von zwei Beispielen der Verständigung unter Ameisen war schon die Rede; verschüttete Blattschneiderameisen verwenden als Notrufe Stridulationssignale, die Nestgenossen herbeiholen und zum Ausgraben der verschütteten Tiere veranlassen. Bei Roßameisen und wahrscheinlich auch bei der Weberameise *Oecophylla longinoda* (s.S.71) dienen Klopfsignale der Alarmierung von Nestgenossen. In diesen beiden Fällen sind es mechanische Signale, die der Verständigung von Ameisen einer Kolonie dienen.

In früheren Jahren nahm man an, daß sich die Ameisen hauptsächlich auf mechanische Weise verständigen. Das lag nicht nur daran, daß schon relativ früh die Stridulationsorgane der Ameisen entdeckt wurden – man wußte allerdings noch nicht, wozu sie dienen –, sondern vor allem daran, daß man bei den verschiedensten Gelegenheiten beobachtet hatte, wie sich Ameisen mit unterschiedlicher Intensität und Frequenz gegenseitig mit ihren Fühlern bearbeiteten. Man schloß daraus auf eine ›Fühlersprache‹ der Ameisen (z.B. WASMANN, 1899). Später, nachdem immer mehr gezielte Verhaltensversuche durchgeführt und eine Reihe von Drüsen entdeckt waren, vermuteten immer mehr Autoren, daß das chemische Verständigungssystem bei den Ameisen noch bedeutsamer sein könnte (z.B. SCHNEIRLA, 1952; GOETSCH, 1953; LE MASNE, 1953 und SUMPER, 1953) und sie behielten recht. Bald darauf ist es gelungen, die ersten Signalstoffe chemisch zu analysieren, was zu einer Fülle weiterer Arbeiten Anlaß gab, durch die inzwischen eine große Zahl chemischer Signale entdeckt und analysiert wurde. Wie groß die Ausbeute bisher ist, zeigt etwa die Literaturübersicht von PRIESNER (1973). Trotzdem sind wir aber wahrscheinlich erst am Anfang einer Forschungsrichtung, deren Ausmaß und Bedeutung sich im einzelnen noch gar nicht absehen läßt.

Trotz der großen Bedeutung der chemischen Kommunikation für das Sozialleben der Ameisen stellen nicht die Ameisen, sondern Schmetterlinge die Paradebeispiele für chemische Verständigung dar. Man hatte schon im letzten Jahrhun-

dert festgestellt, daß männliche Schmetterlinge von arteigenen Weibchen aus Entfernungen von mehreren Kilometern angelockt werden. Um die Jahrhundertwende fand man dann, daß die Lockwirkung an eine Drüse gebunden ist, die am Hinterende der Weibchen liegt. In diesen Drüsen werden flüchtige Substanzen produziert und freigesetzt, die von den Männchen der eigenen Art gerochen werden. Sobald die Männchen diese Sexuallockstoffe wahrnehmen, fliegen sie in die Richtung steigender Duftstoffkonzentration und finden dadurch die Weibchen. Dieser Zusammenhang zwischen den Drüsen der Schmetterlingsweibchen und der Lockwirkung auf die Männchen ist allerdings erst verhältnismäßig spät erkannt worden. Die Gründe dafür liegen wahrscheinlich darin, daß man lange Zeit hindurch nicht die Drüsenprodukte isolieren und deshalb nicht mit ihnen experimentieren konnte. Außerdem konnte man sich nicht vorstellen, daß Duftstoffe auf so weite Entfernungen wirksam sein können, wie Schmetterlingsweibchen ihre Männchen anlocken können. Und schließlich lag wohl ein wichtiger Grund darin, daß diese Sexuallockstoffe für den Menschen geruchlos sind (SCHNEIDER, 1970).

Auch die Signalstoffe der Ameisen sind für den Menschen z.T. geruchlos, jedenfalls in den Konzentrationen, in denen sie bei Ameisen wirksam sind. Man nannte diese Signalstoffe früher **Ectohormone** (BETHE, 1932), um auf Ähnlichkeiten zwischen ihnen und den Hormonen hinzuweisen. Hormone sind Botenstoffe innerhalb des Organismus, »Ectohormone« solche zwischen verschiedenen Individuen. Wenn man allerdings Hormone als Produkte von innersekretorischen Drüsen auffaßt, dann bedeutet der Begriff »Ectohormone« einen Widerspruch in sich selbst. Darauf wies vor allem KARLSON hin, und er hat deshalb – gemeinsam mit LÜSCHER (1959) – vorgeschlagen, Signalstoffe zwischen verschiedenen Individuen einer Art als **Pheromone** zu bezeichnen. Pheromone sind danach Substanzen, die von einem Tier nach außen abgegeben werden und in einem anderen Tier derselben Art entweder ein bestimmtes Verhalten auslösen oder eine physiologische Entwicklung determinieren (vgl. auch KARLSON und BUTENANDT, 1959). Für Stoffe, die zwischen verschiedenartigen Organismen wirksam sind, gibt es nach BROWN (1968) und BROWN et al. (1970) zwei verschiedene Bezeichnungen, je nachdem, ob der Produzent oder der Empfänger von der Kommunikation profitiert. Substanzen, die zwischen verschiedenen Arten wirksam sind, von denen der Produzent einen Vorteil hat, wie im Fall der Warn- und Wehrsekrete, heißen **Allomone**, Stoffe, von denen der Empfänger profitiert, wie im Fall der Futterpflanzen-, Wirts- und Beutedüfte, heißen **Kairomone**. Wir werden noch sehen, daß die Grenzen zum Teil fließend sind und einige Pheromone auch noch Allomon- oder Kairomon-Wirkung haben können.

In den Empfängerindividuen werden die Pheromone auf verschiedene Weise wirksam, je nachdem, ob sie eine bestimmte Verhaltensweise auslösen oder eine physiologische Entwicklung determinieren. Im ersten Fall spricht man von einem »releaser«, im zweiten Fall von einem »primer«. Pheromone, die ein bestimmtes Verhalten auslösen, wirken auf Geruchs- bzw. Geschmackssinnesorgane. Von dort ergehen Meldungen an das zentrale Nervensystem, das seinerseits über Ef-

faktoren die Verhaltensänderungen hervorruft. Pheromone, die als »primer« wirken, werden dagegen von den Empfängerindividuen möglicherweise mit dem Mund aufgenommen, vom Magen-Darm-Trakt resorbiert und sind über den Blutkreislauf wirksam, was allerdings noch nicht nachgewiesen wurde.

Es ist nun häufig der Fall, daß bei der Kommunikation unter Ameisen chemische, mechanische und auch optische Signale zusammenwirken. Es erscheint deshalb günstiger, statt die Kommunikation unter Ameisen nach den verwendeten Signalen zu ordnen, vom Verhalten auszugehen und zu zeigen, durch welche Signale die Verhaltensweisen ausgelöst werden.

## 5.2 Auslösung des Alarmverhaltens

Bei der Honigbiene hat man schon vor langer Zeit beobachtet, daß der Stich einer einzelnen Biene weitere Bienen zum Angreifen veranlaßt, und vermutete daher, daß das Gift der Bienen das Angriffsverhalten auslöst (HUBER, 1814; BUTTEL-REEPEN, 1900). MASCHWITZ (1964a) zeigte dann, daß dafür andere Drüsensekrete zuständig sind. Er hat zunächst Bienenarbeiterinnen am Stockeingang mit einer Pinzette gedrückt und beobachtet, daß einige Arbeiterinnen daraufhin Wächterstellung einnahmen oder aber abflogen und Gegenstände in der Nähe des Stockes angriffen. Dieses Alarmverhalten ließ sich nicht nur mit kompletten Bienen, sondern auch mit Teilen von ihnen auslösen, etwa mit zerquetschten Stachelapparaten frisch getöteter Bienen, die vor das Flugloch gelegt wurden. MASCHWITZ hat dann den Stachelapparat weiter aufpräpariert und die verschiedenen Bestandteile auf ihre Wirksamkeit als Auslöser für Alarmverhalten untersucht. Er fand dabei, daß nicht die Giftdrüse, sondern das Stachelrinnenpolster wirksam ist und daß ebenfalls die Mandibeldrüse der Bienen ein Sekret produziert, das die Tiere zum Angreifen reizt. Aus chemischen Untersuchungen weiß man inzwischen, daß die verhaltenswirksame Substanz des Stachelrinnenpolsters Isopentylacetat und die der Mandibeldrüse 2-Heptanon ist, wobei Isopentylacetat das Alarmverhalten weit wirksamer auslöst als 2-Heptanon (BOCH et al., 1962; BOCH und SHEARER, 1965, 1967; FREE und SIMPSON, 1968).

Auch bei den Ameisen wird das Alarmverhalten in aller Regel chemisch ausgelöst. Man findet hier, bedingt durch die Vielzahl der Arten, nicht nur eine Menge verschiedener Alarmsubstanzen, sondern auch verschiedene Reaktionen auf die arteigenen Auslöser. Einige Arten reagieren auf ihre Alarmstoffe mit Angriff, andere mit Flucht oder dadurch, daß sie sich totstellen, wie etwa Arbeiterinnen von *Tapinoma melanocephalum*, bei denen GOETSCH (1934) erste Hinweise auf das Vorhandensein von Alarmstoffen fand. Angriffsverhalten kommt, nach den Beobachtungen von MASCHWITZ (1964a) bei allen von ihm untersuchten Arten in mehr oder weniger starkem Maße immer dann vor, wenn die Alarmstoffe im Nest geboten werden, bei einigen Arten, etwa der Gattungen *Formica* und *Crematogaster* aber auch dann, wenn man die Pheromone am Rand der Straßen zwischen Futterplatz und Nest oder auch, wie bei *Formica polyctena* und *Tapinoma*



*erraticum*, am Futterplatz selbst anbietet. Die erregten Ameisen laufen unter dem Einfluß von Alarmstoffen mit großer Geschwindigkeit umher, besonders aber in Richtung auf die Alarmstoffquelle und nähern sich ihr mit bedrohlich gespreizten Kiefern. Die mit Alarmstoffen behandelten Gegenstände werden häufig mit den Fühlern berührt und – so weit das möglich ist – fortgezerrt. Die Intensität dieser Verhaltensweisen variiert von Art zu Art. Es kommt auch vor, daß einzelne Arbeiterinnen sich unter dem Einfluß von Alarmsubstanzen gegenseitig angreifen, sich dann aber »erkennen« und voneinander ablassen.

Fluchtverhalten als Reaktion auf Alarmsubstanzen konnte MASCHWITZ nur am Futterplatz beobachten, und nur bei der Wegameise *Lasius niger*, bei *Tapi-noma erraticum* und bei *Aphaenogaster testaceo-pilosa*. *Aphaenogaster* wurde direkt an der Nestöffnung mit Zuckerwasser gefüttert, die beiden anderen Arten in einer Entfernung bis zu 2 m. Sobald ihnen hier der arteigene Alarmstoff geboten wurde, flohen die Tiere sofort oder nach kurzer Zeit in Nestrichtung. Neuankommende Tiere drehten sofort um.

Daß im Gefahrenfall von den Ameisen tatsächlich Alarmsubstanzen abgegeben werden, geht aus Versuchen von MASCHWITZ (1964a), an *Myrmica*-Arbeiterinnen hervor. MASCHWITZ quetschte einzelne Tiere und konnte daraufhin feststellen, daß die kräftig riechende Mandibeldrüsensubstanz abgegeben wird, die Alarmverhalten auslöst. Bei den einzelnen Arten waren allerdings Unterschiede in der Bereitwilligkeit zu beobachten, mit der sie die Substanz freisetzten. *Myrmica sulcinodis* alarmierte in 18 von 20 Fällen, *Myrmica ruginodis* und *M. laevinodis* dagegen nur in 5 von 20 und *Myrmica rubida* in 4 von 20 Fällen. Beim Kampf zweier verschiedener *Myrmica*-Arten gegeneinander war auch deutlich der Geruch von Mandibeldrüsensubstanz wahrzunehmen. Bei erregten *Messor*-Arbeiterinnen erscheint die Alarmsubstanz in Tröpfchenform an der Spitze des herausgestreckten Stachels.

Von diesem **Gefahrenalarm** wird gewöhnlich der **Beutealarm** unterschieden, der dazu dient, Verstärkung gegen große und kräftige Beutetiere herbeizuholen. MASCHWITZ hat den Beutealarm bei der Waldameise *Formica polyctena* untersucht. In Laborversuchen konnte er zeigen, daß Mehlkäfer, die in die Arena einer Laborkolonie gelegt werden, dann mehr Ameisen anlocken und von diesen häufiger gebissen werden, wenn sie zuvor mit der Alarmsubstanz der Waldameisen beschmiert werden. Daß der Beutealarm auch im Freien wirksam ist, zeigte MASCHWITZ in Versuchen, bei denen große wehrhafte Schaben (*Nauphaeta spec.*) am Thorax locker festgebunden und mit einem 4 cm langen Faden frei beweglich in der Mitte einer 2 cm tiefen und 10 cm weiten Grube angepflockt wurden. Ein Wall, der die Grube umgab, sorgte dafür, daß die Schabe von vorbeilaufenden Ameisen nicht gesehen werden konnte. MASCHWITZ zählte dann die Ameisen, die zu der Schabe liefen, nachdem sie von einer Ameise gefunden und angegriffen worden war. Zum Vergleich dienten Schaben, die noch nicht von den Ameisen gefunden worden waren und leere Gruben ohne Schaben. Es zeigte sich dabei, daß die Waldameisen, die ein großes Beutetier finden und es beim Kampf mit Gift bespritzen, damit aus der näheren Umgebung – bis zu 10 cm vom Gru-

benrand – Hilfe herbeiholen. In diesem Fall dient dieselbe Substanz (Ameisensäure) sowohl als chemische Waffe wie auch als Alarmsubstanz. Das gilt nicht nur für *Formica polyctena*, sondern auch für weitere *Formica*-Arten wie *F. cinerea*, *F. fusca*, *F. rufa* (MASCHWITZ, 1964a; LÖFQVIST, 1976) und ebenfalls auch für *Camponotus pennsylvanicus* (AYRE und BLUM, 1971). Sie alle alarmieren mit der Ameisensäure zugleich auch patrouillierende Nestgenossen, die in der Umgebung des Nestes besonders zahlreich und in Sekundenschnelle zur Stelle sind.

Es gibt auch einige, wenn auch wenige Ameisenarten, die nach den Untersuchungen von MASCHWITZ (1964a,b) keine Alarmsubstanzen produzieren. Zu diesen Arten gehören nur solche mit kleinen Kolonien und wenigen Arbeiterinnen (meist unter 100) wie z.B. *Ponera coarctata* und *Myrmecina graminicola*. In den entsprechend kleinen Nestern dieser Arten kann eine Gefahr wahrscheinlich von allen Nestbewohnern direkt wahrgenommen werden, und ein chemisches Alarmierungssystem ist daher wahrscheinlich überflüssig.

Im übrigen aber sind Alarmpheromone bei den Ameisen weit verbreitet und bislang in 6 der 10 rezenten Unterfamilien der Ameisen nachgewiesen worden. Bei den Ponerinen und Dorylinen werden die Alarmsubstanzen ausschließlich in der Mandibeldrüse gebildet, bei den Dolichoderinen in der im Hinterleib liegenden Analdrüse. Die Myrmeciinen produzieren außer in der Mandibeldrüse noch im Enddarm und in der Dufourschen Drüse Alarmstoffe und die Myrmicinen und die Formicinen in der Mandibel-, der Dufourschen- – wenige Myrmicinen auch in der Metathorakaldrüse – und in der Giftdrüse (Abb. 5.1).

Die Alarmsubstanzen dienen, wie die Verhaltensversuche gezeigt haben, zu einem erheblichen Teil der Verteidigung der Kolonie. Es ist möglich, daß sie sich ursprünglich aus den Verteidigungssubstanzen abgeleitet haben. Dafür sprechen die Beispiele, in denen Alarm- und Verteidigungssubstanzen identisch sind, wie etwa bei *Formica*-Arten, die zur Verteidigung und zur Alarmierung Ameisensäure verwenden. Auch die Alarmsubstanzen aus der Dufourschen Drüse der

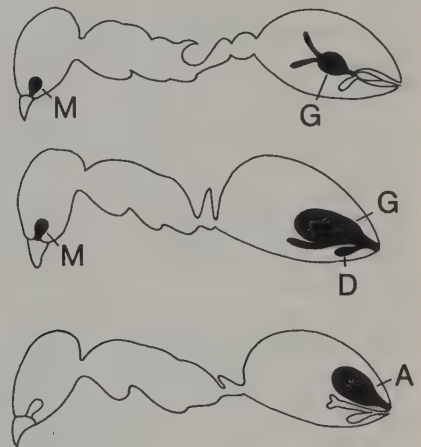


Abb. 5.1: Alarmstoffdrüsen (schwarz gezeichnet) bei verschiedenen Ameisengattungen. Oben: *Myrmica*; Mitte: *Formica*; unten: *Tapinoma* (Dolichoderine). A: Analdrüse; D: Dufoursche Drüse; G: Giftdrüse; M: Mandibeldrüse (nach HÖLLDOBLER, 1970b, verändert)

Formicinen dienen zugleich der Verteidigung, indem sie selber giftig sind und außerdem die Wirkung der giftigen Wehrsekrete unterstützen. Sie werden bei den Formicinen immer gemeinsam mit dem Sekret der Giftdrüse abgegeben. Das geht aus den Untersuchungen von MORGAN und WADHAMS (1972) hervor, die bei den Formicinen keine Muskeln fanden, die es erlauben, die Inhalte von Dufourscher Drüse und Giftblase getrennt zu entleeren. Wehr- und Alarmstoffe werden hier also immer notwendigerweise zusammen abgegeben. Das ist allerdings bei anderen Ameisengruppen anders. Für Myrmeciinen, Pseudomyrmecinen und Myrmicinen haben CAVILL und WILLIAMS (1967) sowie HERMANN und BLUM (1967) gezeigt, daß hier die Inhalte beider Drüsen auch getrennt abgegeben werden können.

Eine enge Beziehung zwischen Alarmauslösung und Verteidigung läßt sich auch an der Metathorakaldrüse demonstrieren, die, von einigen parasitischen Ameisen abgesehen, bei allen Ameisen ausgebildet ist. Das Sekret dieser Drüse mündet meist über ein Reservoir nach außen. Ursprünglich glaubte man, das Sekret dieser Drüse produziere eine artspezifische Substanz, die dem Erkennen von Artgenossen bzw. dem Abgrenzen von artfremden Ameisen diene (JANET, 1898; BROWN, 1968). Mit Sicherheit aber konnte gezeigt werden, daß das Sekret bei fast allen daraufhin untersuchten Arten aus den Unterfamilien der Myrmeciinen, Ponerinen, Myrmicinen, Pseudomyrmecinen und Dolichoderinen das Wachstum von Mikroorganismen hemmt (MASCHWITZ et al., 1970, MASCHWITZ, 1974). Bei einigen bekannten Arten ist die Metathorakaldrüse stark vergrößert und dient der Abwehr tierischer Feinde. Zu diesen Arten gehört *Crematogaster difformis*, bei der das Sekret dieser Drüse in einem stark erweiterten Reservoir gespeichert wird und intensiv phenolartig riecht. Auf andere Ameisenarten wirkt dieses Sekret stark abschreckend (MASCHWITZ, 1974). Bei *Crematogaster inflata*, einer Art, die wie *C. difformis* in Malaysia vorkommt, wirkt das Metathorakaldrüsensekret auf andere Ameisenarten nicht abstoßend. Dennoch wird es als Wehrsubstanz verwendet. Es kann aktiv ausgeschieden werden und verklebt den Gegner durch seine zähflüssige Konsistenz unter Umständen die Extremitäten (s.S.230). Außerdem dient es als Kommunikationsmittel. Auf Arbeiterinnen der eigenen Art wirkt es anziehend und lockt sie herbei. In den Versuchen von MASCHWITZ (1974) bissen und zerrten die angelockten Arbeiterinnen an dem Filterpapierstück, das mit dem Drüsensekret bestrichen war. Das zeigt, daß dieses Sekret auch aggressives Verhalten auslöst und als Alarmsubstanz dient.

Über die chemische Zusammensetzung der Alarmsubstanzen weiß man in einigen Gruppen schon recht gut Bescheid, in anderen Gruppen, wie z.B. bei den Dorylinen, noch nichts. Durch die Untersuchungen von BROWN (1960) ist lediglich bekannt, daß man bei einigen Gattungen von Wanderameisen, wie *Eciton*, *Labidus* und *Nomamyrmex*, mit Extrakten der Mandibeldrüse starkes Alarmverhalten auslösen kann. Für die Myrmeciinen beschrieb ROBERTSON (1971), daß sich bei *Myrmecia gulosa* durch Mandibeldrüsensekret, durch das Sekret der Dufourschen Drüse und mit dem Inhalt des Hinterdarms aggressives Verhalten auslösen läßt. Außerdem wissen wir aus der Arbeit von CAVILL und WILLIAMS



(1967), daß die Hauptkomponenten des Sekrets der Dufourschen Drüse cis-8-Heptadecen und n-Pentadecan sind. Aus der Gruppe der Ponerinen wurde von CASNATI et al. (1967) *Paltothyreus tarsatus* genauer untersucht. Sie fanden hier als Hauptkomponenten der alarmauslösenden Mandibeldrüsensubstanz Dime-thyldisulfid und Trimethyldisulfid.

Von den übrigen drei Unterfamilien sind schon weit mehr Alarmsubstanzen chemisch analysiert worden, die zum großen Teil bei BLUM (1969) zusammenge-stellt sind. Charakteristisch für diese Stoffe ist es, daß es sich bei ihnen um ver-hältnismäßig einfach gebaute Terpene, Ketone, Aldehyde, Alkohole und Alkane handelt, mit einem Molekulargewicht, das zwischen 100 und 200 liegt. Dieses für Alarmsubstanzen charakteristisch niedrige Molekulargewicht läßt sich recht gut mit ihrer Funktion in Einklang bringen, die sie unter natürlichen Bedingungen haben.

Alarmstoffe dienen häufig dazu, lokale Störungen im Nestbereich anzuzeigen. Dabei ist es wichtig, daß die Mitteilung möglichst rasch erfolgt, daß so viele Nest-mitglieder alarmiert werden, wie zur Beseitigung der Gefahr notwendig sind, daß aber andererseits auch nicht zu viele Arbeiterinnen alarmiert werden und nicht jede kleine Störung die gesamte Kolonie mobilisiert. Und schließlich sollte nach Beendigung der Gefahr die Alarmwirkung möglichst rasch abklingen. Für eine optimale chemische Alarmierung ist es also notwendig, daß die Alarmierung von Nestmitgliedern möglichst präzise räumlich und zeitlich begrenzt wird. Tatsäch-lich haben WILSON und BOSSERT (1963) bei der in USA verbreiteten Ernte-ameise *Pogonomyrmex badius* herausgefunden, daß die Alarmsubstanz einer einzigen Arbeiterin eine Reichweite von maximal 6 cm hat. Innerhalb von 13 Se-kunden sind die Nestgenossen in diesem Umkreis alarmiert; nach 35 Sekunden ist die Alarmwirkung wieder erloschen. Wächst sich die Störung des Nestes doch weiter aus, dann wächst auch die Zahl der alarmierenden Ameisen und damit auch die Menge des freigesetzten Alarmstoffes, und die Reichweite und die Dauer der Alarmierung nehmen entsprechend zu.

Die rasche Wirkung der Alarmsubstanzen und ihre räumliche und zeitliche Be-grenzung wird dadurch erreicht, daß die Moleküle der Alarmsubstanzen relativ klein sind und die Pheromone demzufolge rasch verdampfen. Andererseits sind die Riechreceptoren der Ameisen für die Alarmsubstanzen nicht sehr empfind-lich. Die Schwellenkonzentration dieser Receptoren liegt bei Ameisen, vergli-chen etwa mit den Sexuallockstoffreceptoren von Schmetterlingen, verhältnis-mäßig hoch. Das geht aus Verhaltensversuchen von MOSER et al. (1968) bei der Blattschneiderameise *Atta texana* (Alarmschwelle:  $3 \times 10^8$  Moleküle pro  $\text{cm}^3$ ) und von WILSON und BOSSERT (1963) an *Pogonomyrmex badius* (Alarmschwel-le:  $5 \times 10^{13}$  Moleküle pro  $\text{cm}^3$ ) hervor.

Bei *Lasius (Dendrolasius) fuliginosus* ist es gelungen, auch mit elektrophysio-logischer Methode Alarmstoffreceptoren zu untersuchen (DUMPERT, 1972a). Diese Receptoren liegen in den Sensilla trichodea curvata auf den Fühlern der Ameisen. Von der Vielzahl der Sinneszellen in diesen Sensillen (über 30) reagiert ein bestimmter Typ spezifisch auf die Alarmsubstanz dieser Art, auf Undecan.

Die Mindestkonzentration, die man von Undecan anbieten muß, um eine Reaktion dieses Sinneszelltyps zu erhalten, beträgt  $5 \times 10^{10}$  Moleküle pro  $\text{cm}^3$ . Bietet man andere Substanzen, deren Moleküle aus Kohlenstoffketten mit nur 10 (Decan) oder 12 (Dodecan) Gliedern bestehen, dann steigt die Schwellenkonzentration um 3 Zehnerpotenzen, also um das Tausendfache an. Substanzen mit 2 Ketengliedern Differenz gegenüber Undecan (Nonan und Tridecan) sind völlig wirkungslos. Das zeigt, daß die Sinneszellen, die auf die Alarmsubstanz reagieren, sehr genau zwischen Undecan und ihren benachbarten homologen Substanzen unterscheiden können.

Nachgewiesen und analysiert wurden bisher die Alarmpheromone von etwa 1 % aller bekannten Ameisenarten. Dabei zeigte sich, daß Alarmpheromone meist nicht artspezifisch, wohl aber spezifisch für größere systematische Gruppen sind. So wurde etwa in der Dufourschen Drüse aller daraufhin untersuchten Arten der Formicinen Undecan gefunden, während etwa für die Myrmicinen bestimmte Ketone als typische Alarmsubstanzen gelten können. In zwei bisher bekannten Fällen sind Ameisenalarmstoffe mit denen chemisch identisch, die man bei Bienen gefunden hat. Ein Beispiel dafür ist 2-Heptanon, das in der Mandibeldrüse der Honigbiene produziert wird (s.o.) und das man auch bei einigen Arten der Unterfamilie der Dolichoderinen (*Azteca*-Arten, *Conomyrma pyramicus* und *Iridomyrmex pruinosus*) als Alarmsubstanz nachgewiesen hat (KANNOWSKI et al., aus BLUM, 1969; BLUM und WARTER, 1966). Es ist häufig der Fall, daß von einer Ameisenart nicht nur eine, sondern mehrere Substanzen als Alarmpheromone produziert werden. Das sieht man schon daran, daß etwa die Myrmicinen und die Formicinen mehrere Drüsen haben, in denen sie Alarmstoffe produzieren. Auch innerhalb derselben Drüsen werden oft mehrere Substanzen als Alarmstoffe produziert. Vergleicht man nun die Mengenverhältnisse dieser in einer Drüse produzierten Substanzen bei verschiedenen verwandten Arten, dann zeigen sich etwa in der Gattung *Myrmica* solche Unterschiede, daß man an diesen Mengenverhältnissen verschiedene Arten eindeutig unterscheiden kann (CREWE und BLUM, 1970). Obwohl nun die verschiedenen Komponenten auch alleine schon Alarmverhalten auslösen, so kann es doch sein, daß diese verschiedenen Substanzen zur optimalen Auslösung des Alarmverhaltens in einem artspezifischen Mischungsverhältnis geboten werden müssen.

Auch innerhalb derselben Art und selbst bei verschiedenen Individuen derselben Kolonie können Drüsensekrete unterschiedlich zusammengesetzt sein. So fanden TRICOT et al. (1972) bei *Myrmica rubra*, daß die Hauptkomponenten des Sekrets der Mandibeldrüse, 3-Octanol und 3-Octanon bei verschiedenen Arbeiterinnen einer Kolonie sehr verschieden gemischt sein können. Der Anteil von 3-Octanol lag im Bereich zwischen 4,6 und 30,0 %. Nach den Beobachtungen von TRICOT und seinen Mitarbeitern ist es bei *Myrmica rubra* das Sekret der Giftdrüse, das Alarmverhalten auslöst. 3-Octanon dagegen lockt andere Arbeiterinnen an, unterdrückt aber gleichzeitig die Aggression. Aus diesen Beobachtungen schließt TRICOT, daß bei einem Angriff auf diese Ameisen beide Pheromone zusammenwirken. Das Giftdrüsensekret löst aggressives Verhalten bei den Kolo-

niemitgliedern in unmittelbarer Nähe der Gefahrenstelle aus, während 3-Octanon aus der Mandibeldrüse weitere Arbeiterinnen anlockt und gleichzeitig durch seine aggressionshemmende Wirkung den Angriff der alarmierten Arbeiterinnen von den alarmierenden Ameisen ablenkt. 3-Octanol dagegen, die zweite Hauptkomponente der Mandibeldrüse, zeigt keine direkte Wirkung auf das Verhalten der Ameisen. Nun verdampfen aber 3-Octanol und 3-Octanon unterschiedlich schnell; und das könnte den *Myrmica*-Arbeiterinnen helfen, leichter zur Gefahrenstelle zu finden. Diese Vermutung von CAMMAERTS-TRICOT (1973) wurde allerdings noch nicht bewiesen.

Bei der in Afrika verbreiteten Weberameise *Oecophylla longinoda* wurde nun tatsächlich gefunden, daß mehrere Substanzen bei der Alarmierung zusammenwirken. In dem alarmauslösenden Sekret der Mandibeldrüse fanden BRADSHAW, BAKER und HOWSE (1975) über 30 verschiedene Substanzen, darunter Hexanal, 1-Hexanol, 3-Undecanon und 2-butyl-2-Octenal. Testet man diese 4 Substanzen einzeln auf ihre Wirkung im Verhalten der Weberameisen, dann zeigt sich, daß Hexanal eine ungerichtete Alarmreaktion bei den Ameisen auslöst, 1-Hexanol dagegen die Reaktion der alarmierten Tiere in die Richtung der Duftquelle lenkt und 3-Undecanon und 2-butyl-2-Octenal bei den Ameisen Beißreaktionen auslöst. Diese verschiedenen Reaktionen werden vom natürlichen Mandibeldrüsensekret nicht gleichzeitig, sondern zeitlich gestaffelt und in unterschiedlicher Entfernung von der Duftquelle ausgelöst. Das liegt sehr wahrscheinlich daran, daß die verschiedenen Komponenten des Mandibeldrüsensekrets unterschiedlich leicht verdampfen oder daß die Ameisen auf diese Substanzen auch mit unterschiedlicher Schwelle reagieren.— Die verschiedenen Substanzen der Mandibeldrüse werden, wie aus den Versuchen von BRADSHAW und seinen Mitarbeitern hervorgeht, nicht von allen *Oecophylla*-Arbeiterinnen in gleicher Menge und Zusammensetzung produziert, und außerdem reagieren nicht alle in gleicher Weise auf die verschiedenen Komponenten. 1-Hexanol z.B. wirkt auf die kleinen Arbeiterinnen als »repellent« und vertreibt sie, während es die größeren unter ihnen anlockt. Außer dem Sekret der Mandibeldrüse wirken auch noch die Ameisensäure aus der Giftdrüse und Undecan aus der Dufourschen Drüse als Alarmsubstanz; und schließlich sieht es so aus, als ob bei *Oecophylla* auch noch Klopfsignale an die Nestwände an der Alarmauslösung beteiligt sind. In welcher Weise diese Alarmsignale und die im Verhalten noch nicht untersuchten weiteren Bestandteile der Mandibeldrüsensubstanz zusammenwirken, bleibt noch rätselhaft.

Auch bei der Waldameise *Formica rufa* ist die schon genannte Ameisensäure nicht die einzige Alarmsubstanz; außer der Ameisensäure löst noch das Sekret der Dufourschen Drüse, das automatisch mit der Giftdrüsensubstanz abgegeben wird, Alarmverhalten aus. Die Analyse dieses Dufourdrüsensekrets hat ergeben, daß 22 Substanzen darin enthalten sind, die fast alle zu den einfachen gesättigten oder ungesättigten Kohlenwasserstoffen gehören. Vergleicht man die Mengenverhältnisse der verschiedenen Komponenten, dann nimmt Undecan mit über 50 % den größten Raum ein, gefolgt von Tridecan mit etwa 20 % (BERGSTRÖM und LÖFQVIST, 1973). Die Verhaltensversuche von LÖFQVIST (1976) zeigen



ebenso wie die elektrophysiologischen Versuche von DUMPERT (1972a), daß die Ameisensäure der Giftdrüse und die Kohlenwasserstoffe der Dufourschen Drüse verschiedene Typen von Rezeptorzellen erregen. Die gleichzeitige Erregung dieser verschiedenen Rezeptorzellen durch eine Mischung aus Ameisensäure und den Kohlenwasserstoffen der Dufourschen Drüse löst ein intensiveres und länger anhaltendes Alarmverhalten aus als die Ameisensäure allein (LÖFQVIST, 1976).

Bei einigen Ameisenarten spielt offensichtlich auch die Konzentration der Alarmpheromone eine wichtige Rolle. Bei unterschiedlichen Konzentrationen der arteigenen Alarmsubstanz ändert sich mitunter nicht nur die Intensität, sondern auch die Art der Reaktion. Bei der Ernteameise *Pogonomyrmex badius* fand WILSON (1958b), daß das Sekret der Mandibeldrüse in geringer Konzentration anlockend wirkt und bei hoher Konzentration aggressives Verhalten auslöst. Bietet man es den Arbeiterinnen längere Zeit an, dann führt es dazu, daß die Ameisen zu graben beginnen. Ähnlich ist es bei einigen Dolichoderinen-Arten, deren Alarmpheromone bei geringer Konzentration als Lockstoffe wirken, bei hoher Konzentration dagegen ebenfalls aggressives Verhalten auslösen (WILSON, 1963). Bei *Tapinoma sessile*, die ebenfalls zu den Dolichoderinen gehört, führen hohe Konzentrationen, wenn sie lange genug geboten werden, zum Auszug der gesamten Kolonie aus dem Nest (WILSON, 1963).

Eine besondere Gruppe von Alarmpheromonen wurde von REGNIER und WILSON (1971) als »Propagandastoffe« bezeichnet. Man fand sie in sehr großer Menge (ein Zehntel des gesamten Körpergewichtes) als Acetate (Decyl-, Dodecyl- und Tetradecylacetate) in den besonders großen Dufourschen Drüsen sklavenhaltender Ameisen, und zwar bei *Formica pergandei* und *Formica subintegra*. Wir werden später noch ausführlicher auf sklavenhaltende Ameisen zu sprechen kommen. Hier sei zum Verständnis nur so viel vorweggenommen, daß solche sklavenhaltenden Ameisen in fremde Nester bestimmter Arten eindringen und dort Puppen stehlen. Im Nest der Sklavenhalter vollenden die geraubten Puppen ihre Entwicklung und übernehmen dort bestimmte Aufgaben. Die Propagandastoffe werden bei den Raubzügen eingesetzt, die dem Nachschub von neuen Puppen dienen. Sie werden im Nest der überfallenen Kolonie abgegeben und wirken dort anlockend auf die Puppenräuber und abschreckend auf die fremden Arbeiterinnen, die daraufhin panisch ausreißen. Die Wirkung dieser Stoffe hält offenbar lange an, denn die überfallenen Arbeiterinnen trauen sich erst nach Tagen wieder zurück in ihr eigenes Nest. Innerhalb der eigenen Kolonie der Sklavenhalter wirken diese »Propagandastoffe« als Alarmpheromone.— Nach den eingangs genannten Definitionen sind diese Acetate der Dufourschen Drüse sowohl Pheromone als auch Allomone.

Wie man Ameisen mit ihren eigenen Waffen schlagen kann, zeigen die Käfer *Pella japonicus* (Sharp) und *Pella comes* (Sharp), die zu den Kurzflüglern (Staphyliniden) gehören. Sie mischen sich unter die zur Nahrungssuche auslaufenden Arbeiterinnen der in Japan heimischen Art *Lasius spathopus* und fressen unterwegs nicht nur von toten Ameisen, sondern auch von kleinen Insekten, die die Ameisen eintragen. Meist werden die Käfer von den Ameisen geduldet. Werden

sie aber doch einmal angegriffen, dann setzen sie eine Substanz frei, die auf *Lasius spathopus* sehr ähnlich wirkt wie deren eigene Alarmsubstanz (Citronellal). Die *spathopus*-Arbeiterinnen halten unvermittelt an und ändern ihre Laufrichtung. Diese Reaktion nutzen die Käfer aus und verschwinden (KISTNER und BLUM, 1971).

### 5.3 Rekrutierung

Rekrutierung spielt bei Ameisen sowohl während des Umzugs in ein neues Nest als auch beim Ausschöpfen neuer Nahrungsquellen eine wichtige Rolle. In beiden Fällen müssen Koloniemitglieder dazu veranlaßt werden, das Nest zu verlassen (Rekrutierung), und außerdem darüber informiert werden, wo das neue Nest bzw. die Futterstelle liegt. Eine erfolgreiche Rekrutierung der Nestgenossen sowohl beim Umzug als auch beim Ausschöpfen einer Futterstelle setzt damit Kommunikation zwischen den Kundschafterinnen und ihren Nestgenossen voraus.

Eine wahrscheinlich ursprüngliche, sicher aber unökonomische Art der Rekrutierung stellt das sog. ›Tandemlaufen‹ dar, bei dem die Nestgenossen einzeln zur Futterstelle bzw. zum neuen Nistplatz geführt werden. HINGSTON (1929) hat dieses Verhalten bei *Camponotus sericeus* beobachtet, WILSON (1959) bei *Cardiocondyla venusta* und *C. emeryi* und DOBRZANSKI (1966) bei der in Mitteleuropa häufigen *Leptothorax* (*Mychothorax*) *acervorum*. Allen diesen Arten ist gemeinsam, daß ihre Kolonien verhältnismäßig klein sind. HÖLLDOBLER, MASCHWITZ und MÖGLICH haben das ›Tandemlaufen‹ bei *Bothroponera tesserinoda*, *Camponotus sericeus* und bei *Leptothorax* (*Mychothorax*) *acervorum* genauer untersucht und dabei klären können, durch welche Signale dieses Verhalten ausgelöst wird.

Bei *Bothroponera tesserinoda*, einer tropischen Ponerine mit 50–200 Tieren pro Kolonie, zeigen die Kundschafterinnen, die vom neuen Nistplatz oder von einer Futterstelle in das Nest zurückkehren, ein charakteristisches Aufforderungsverhalten. Sie gehen auf einzelne Nestgenossen zu, packen sie mit den Mandibeln am Kopf und ziehen sie ruckartig zu sich heran. Gleich anschließend drehen sie sich um und bieten der dadurch zum Mitlaufen aufgeforderten Nestgenossin ihren Hinterleib. Wenn die Aufforderung erfolgreich war, dann stößt die aufgeforderte Ameise die führende an und veranlaßt sie dadurch zum Weiterlaufen. Die



Abb. 5.2: Tandemlauf von *Bothroponera tesserinoda*  
(Photo: U. MASCHWITZ)

aufgeforderte Ameise folgt der Kundschafterin (Abb. 5.2) und berührt mit ihren Fühlern vier- bis sechsmal in der Sekunde deren Hinterleib und Hinterbeine. Gelegentlich stößt sie auch mit dem Kopf gegen das Hinterende der Führerin. Auf diese Weise bleibt das Paar zusammen, meist so lange, bis die Futterstelle bzw. der neue Nistplatz erreicht ist. Verlieren sich die Tiere aber zwischendurch, dann bleibt die Führerin stehen und wartet zunächst etwa vier Sekunden lang. Danach läuft sie, wie schon die geführte Ameise vor ihr, in Schleifen herum und sucht nach dem verlorenen Partner. Dadurch findet das Tandempaar meist rasch wieder zusammen und setzt seinen Lauf fort (HÖLLDOBLER et al., 1973; MÖGLICH, 1973; MASCHWITZ et al., 1974).

Das Signal, das die rekrutierende Ameise zu ihrem Führungsverhalten veranlaßt, ist der mechanische, sich wiederholende Kontakt durch die Fühler und durch den Kopf der geführten Ameise. Das geht aus folgendem Versuch von MASCHWITZ et al. (1974) hervor: Ein Tandempaar wurde dadurch getrennt, daß ein Papierstreifen zwischen beide Tiere geschoben wurde. Die Führerin stand daraufhin still und wartete, während die geführte Ameise schon ihr Suchverhalten zeigte. Wurde nun die Führerin mit einem Haar mindestens zweimal in der Sekunde an Körperende und Hinterbeinen berührt, dann setzte sie ihren alten Lauf fort.

Die geführte Ameise wird dagegen durch ein mechanisches und durch ein chemisches Signal zu ihrem Nachfolgen veranlaßt, wobei die beiden Signale auch für sich alleine wirksam sind, nur schwächer als eine Kombination von beiden. Das mechanische Signal ist der Hinterleib der führenden Ameise, der z.B. durch eine Glas- oder Wachskugel von 1–9 mm Durchmesser und beliebiger Farbe ersetzt werden kann. Das chemische Signal ist ein Oberflächenpheromon, das keiner bekannten Pheromondrüse zugeordnet werden kann. Es wird wahrscheinlich nicht erst beim Tandemlaufen freigesetzt, sondern findet sich immer auf der Oberfläche aller Tiere und dort gleicherweise auf dem Kopf, dem Thorax und dem Hinterleib. Es ist möglicherweise mit dem »Kolonieduft« der Ameisen (s.u.) identisch, denn die »Führungsqualitäten« von künstlichen Attrappen steigen bei *Bothroponera* dadurch, daß man sie über mehrere Tage bis einige Wochen im Inneren des Nestes lagert (HÖLLDOBLER et al., 1973).

Der Tandemlauf von *Camponotus sericeus* (Formicine) unterscheidet sich von dem der *Bothroponera tesserinoda* zunächst dadurch, daß hier nicht alle Körperteile als Auslöser der Folgereaktion gleich wirksam sind. Der Hinterleib ist wirksamer als Kopf und Thorax. Außerdem sind die chemischen Signale der Führerin für das Zustandekommen eines Tandems notwendig. Die *Camponotus*-Kundschafterinnen legen außerdem eine Duftspur vom neuen Nistplatz bzw. von der Futterstelle bis zum Nest. Diese Spur hat keine rekrutierende Wirkung, sondern dient der Kundschafterin nur als Orientierungshilfe während des Tandemlaufs. Sie wird mit dem Inhalt der Rectalblase, dem erweiterten Ende des Enddarms, gelegt. Schließlich unterscheidet sich bei *Camponotus sericeus* – im Gegensatz zu *Bothroponera* – das Aufforderungsverhalten zur Futterrekrutierung von der Aufforderung zum Nestumzug. Während die *Camponotus*-Kundschafterinnen



bei der Aufforderung zum Nestumzug wie die *Bothroponera*-Kundschafterinnen die Nestgenossen zu sich heranziehen und sich dann um  $180^\circ$  drehen, laufen die Kundschafterinnen von *Camponotus sericeus*, die für ihren Futterplatz werben, mit gefülltem Kropf erst im Nest herum und zeigen dabei Futteraustausch und Putzverhalten. Nachdem die Kundschafterinnen wiederholt Futter angeboten haben, bieten sie schließlich ihr Futter nur noch »ritualisiert« an, was einzelne Nestgenossen zum Nachfolgen veranlaßt und dadurch zur Bildung eines Tandems führt (MÖGLICH, 1973).

*Leptothorax* (*Mychothorax*) *acervorum* schließlich, die dritte Art, bei der Tandemlaufen genauer untersucht wurde (MÖGLICH et al., 1974), zeigt besonders bei der Aufforderung zum Tandemlaufen ein von den anderen Arten abweichendes Verhalten. Eine Kundschafterin, die eine Nahrungsquelle entdeckt hat, bietet, wie die *Camponotus*-Kundschafterinnen, zunächst von ihrer Nahrung an und gibt sie an Nestgenossen weiter. Dann aber dreht sie sich herum und bleibt mit erhobenem Hinterleib stehen, wobei sie ihren Stachel herausstreckt, auf dem ein kleiner Flüssigkeitstropfen zu sehen ist (>Tandemsterzeln«; vgl. Abb. 5.3). Der Flüssigkeitstropfen stammt aus der Giftdrüse, deren Sekret auf die Nestgenossen eine Lockwirkung ausübt. Sobald die erste Nestgenossin die Kundschafterin erreicht und mit ihren Fühlern deren Hinterbeine oder Körperende berührt hat, senkt diese ihren Hinterleib und verläßt das Nest. Das Tandem hat sich gebildet und wird durch die Fühlerschläge der Nachfolgerin bzw. durch das dargebotene Giftdrüsensekret der Führerin zusammengehalten.

Nach den Untersuchungen von MÖGLICH et al. (1974) zeigen auch andere *Leptothorax*-Arten, wie *L. (Mychothorax) muscorum* und *L. nylanderi*, das gleiche Verhalten beim Tandemlaufen, nur mit dem Unterschied, daß der Hinterleib

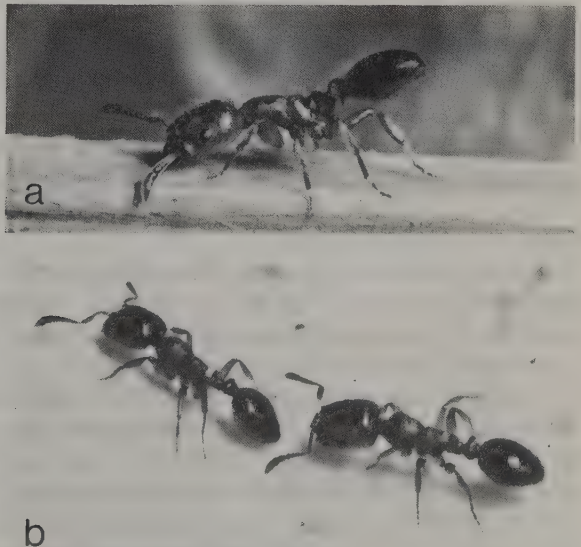


Abb. 5.3 Tandemsterzeln (a) und Tandemlauf (b) von *Harpagoxenus sublaevis* (Photo: A. BUSCHINGER)

von *L. nylanderi* beim Tandemsterzeln nicht so weit gehoben wird wie bei den beiden anderen Arten. Das beim Tandemsterzeln wirksame Pheromon des Giftdrüsensekretes ist nur zum Teil artspezifisch. So reagiert *Leptothorax* (*Mychothorax*) *acervorum* auch auf das Pheromon von *Leptothorax* (*Mychothorax*) *muscorum*, aber nicht auf das von *Leptothorax nylanderi*. *Leptothorax nylanderi* reagiert nur auf das Pheromon der eigenen Art.

Die sklavenhaltende Ameise *Harpagoxenus sublaevis* rekrutiert durch Tandemlauf ihre *Harpagoxenus*-Nestgenossen für Raubzüge, bei denen Puppen als künftige Sklaven aus Nestern von *Leptothorax acervorum* und *L. muscorum* erbeutet werden. Die Aufforderung zum Tandemlauf erfolgt dadurch, daß die ins Nest zurückgekehrte Kundschafterin ihre Nestgenossen heftig mit Fühlern und Vorderbeinen bearbeitet und dazu »Schüttelbewegungen« ausführt. Nach diesen Signalen der Kundschafterinnen erfolgt meist die Bildung eines Tandems oder aber ein Sterzeln am Nesteingang (Abb. 5.3), mit dem ebenfalls zum Tandemlauf geworben wird. Wenn das Tandem am Ziel angekommen ist, löst sich das Paar durch ein eigenes »Abhängeverhalten«, bei dem die Führerin des Tandems entweder mit einem Satz fortspringt oder sich dem geführten Tier zuwendet und es mit den Fühlern betastet (BUSCHINGER und WINTER, im Druck). Nach den Beobachtungen von BUSCHINGER und WINTER gibt es auch gemischte Tandems, bei denen *Harpagoxenus* ihre für den Kampf wenig geeigneten Sklaven zu Raubzügen führen, oder auch solche Tandems, bei denen *Leptothorax*-Arbeiterinnen ihre Sklavenhalter zu Futterstellen führen.

Die Besonderheit der Tandemläufe von *Leptothorax* gegenüber denen von *Bothroponera tesserinoda* und *Camponotus sericeus* besteht darin, daß *Leptothorax* nicht ein unspezifisches Oberflächenpheromon, sondern ein spezifisches Pheromon einsetzt, wie es andere Arten zum Spurenlegen oder als Sexualpheromone verwenden. Die in den USA verbreitete Sklavenhalterin *Harpagoxenus americanus* führt ihre durch Tandemlauf rekrutierten Nestgenossen tatsächlich auf einer Duftspur zu den Raubüberfällen (WESSON, 1939), während die Beziehung der beim Tandemsterzeln eingesetzten Pheromone zu den Sexuallockstoffen darin besteht, daß bei *Leptothorax*, *Harpagoxenus* und bei einigen weiteren Arten begattungsbereite Weibchen durch ein »Locksterzeln« (s.u.) ihre Männchen anlocken und zur Kopula veranlassen. Auch beim Locksterzeln wird das Sekret der Giftdrüse, das einen Sexuallockstoff enthält, dargeboten. Das spricht, neben anderen Argumenten, für die Hypothese von HÖLLDOBLER (1973d), nach der zumindest bei einigen Myrmicinen Sexuallockstoffe und Rekrutierungspheromone auf dieselbe stammesgeschichtliche Wurzel zurückgehen.

Auf sehr einfache und in einigen Punkten mit dem Tandemlaufen vergleichbare Weise werden Nestgenossen bei *Formica* (*Serviformica*) *fusca* zum Umzug in ein anderes Nest rekrutiert. Sie werden einfach dorthin getragen. Die Aufforderung zum Tragen ist der Aufforderung zum Tandemlaufen recht ähnlich. Auch hier packt die Kundschafterin eine Nestgenossin an den Mandibeln, zieht sie zu sich heran und dreht sich anschließend um 180° herum. Dabei läßt sie aber nicht los, sondern dreht die gepackte Ameise mit sich herum. Die so ergriffene Ameise



Abb. 5.4: Arbeiterin von *Formica rufa* trägt eine Königin (nach MÖGLICH und HÖLLDOBLER, 1974, verändert)

reagiert gewöhnlich dadurch, daß sie ihren Hinterleib nach unten umklappt, ihre Extremitäten eng anlegt und so getragen werden kann (Abb. 5.4).

Bei einigen *Leptothorax*-Arten kommen Trageverhalten und Tandemlaufen nebeneinander vor, und zwar beides beim Nestumzug. Im Zusammenhang mit dem Trageverhalten zeigen einige Arbeiterinnen von *Leptothorax acervorum* – wahrscheinlich unerfahrene Innendiensttiere – ein Aufforderungsverhalten zum ›Getragenwerden‹. Sie legen sich schräg auf die Seite und werden von ihren Nestgenossen bevorzugt aufgenommen (ZEBITZ, im Druck). Ein solches Trageverhalten findet man im Zusammenhang mit dem Umzug in ein neues Nest auch bei weiteren *Formica*-Arten, etwa bei *Formica polycтена* und bei *Formica (Raptiformica) sanguinea*. Bei den Roßameisen *Camponotus herculeanus*, *Camponotus ligniperda* und bei anderen *Formica*-Arten scheinen neben dem Trageverhalten auch noch chemische Signale beim Umzug in ein neues Nest eine Rolle zu spielen (MÖGLICH, 1971).

Bei *Formica (Serviformica) fusca*, *Formica (Raptiformica) sanguinea* und auch bei *Camponotus sericeus* sind es nach den Untersuchungen von MÖGLICH (1971, 1973) offenbar nur wenige Arbeiterinnen, die den gesamten Umzug in ein neues Nest organisieren, während sich die übrigen Kolonienmitglieder passiv transportieren bzw. führen lassen. Das geht aus folgenden Versuchen hervor: Entfernt man die Trage- bzw. Führertiere von Tandempaaren (*Camponotus sericeus*), dann hört der Umzug in das neue Nest sehr rasch auf. Bietet man etwa *Formica fusca* zwei verschiedene neue Nester an und läßt die beiden Nistplätze von verschiedenen Kundschafterinnen etwa gleichzeitig entdecken, dann teilt sich die Kolonie. Beide Gruppen von Kundschafterinnen transportieren die übrigen Nestgenossen in ›ihr‹ Nest.



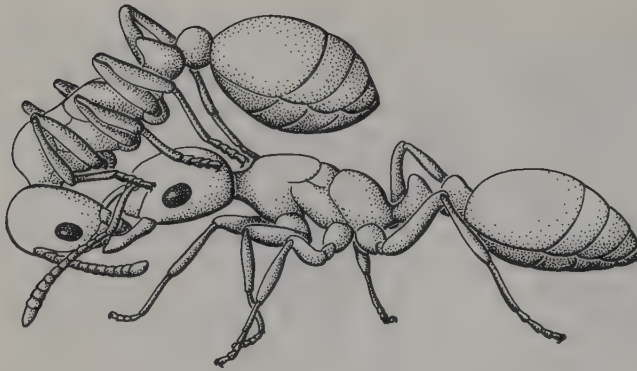


Abb. 5.5: Arbeiterin von *Leptothorax nylanderi* trägt eine Arbeiterin (nach MÖGLICH und HÖLDOBLER, 1974, verändert)

Die Rekrutierung von Nestgenossen durch Tragen spielt bei *Formica polyctena* nicht nur eine Rolle beim Umzug in ein neues Nest. Es ist – wie KNEITZ (1964) beobachtet hat – auch wichtig beim Austausch von Nestgenossen zwischen verschiedenen Nestern, beim Wechsel vom Sommer- in das Winternest und umgekehrt und auch beim Transport von Jungtieren innerhalb eines Nestes. Zu bestimmten Zeiten des Jahres, im Herbst und im Frühjahr, kann man Höhepunkte der Trageaktivität beobachten.

Auch bei anderen Unterfamilien als den Formicinen werden Nestgenossen getragen, bei den Myrmicinen z.B. dadurch, daß die getragene Ameise an den Mandibeln oder am Hals ergriffen wird und dann ihren Thorax und Gaster nach hinten, über den Körper der Trägerin hält (Abb. 5.5). Ponerinen tragen ihre Nestgenossen so, wie sie auch andere Dinge tragen, nämlich parallel zur Längsachse des Körpers zwischen den Beinen (MAIDL, 1934; MASCHWITZ und MÜHLENBERG, 1973b). Welche Rolle das Tragen voll entwickelter Nestgenossen bei diesen Unterfamilien spielt, muß noch untersucht werden.

Im Unterschied etwa zu *Bothroponera* rekrutiert *Formica fusca*, ähnlich wie auch *Camponotus socius* ihre Nestgenossen beim Umzug in ein neues Nest und beim Ausschöpfen einer Futterquelle auf verschiedene Weise. Die Kundschafterinnen von *Formica fusca*, die eine neue Futterstelle gefunden haben, legen eine Spur mit dem Sekret ihrer Rectalblase zwischen der Futterstelle und dem Nest. Diese Spur dient nur als Orientierungshilfe und hat keinen stimulierenden Effekt auf die Nestgenossen. Erst ein spezifisches Wackelverhalten der Kundschafterinnen, die die Spur gelegt haben, und die Weitergabe ihrer im Kropf mitgebrachten Nahrung veranlaßt andere Arbeiterinnen dazu, das Nest zu verlassen und der von den Kundschafterinnen gelegten Spur zur Futterstelle zu folgen. – Auch bei der Rekrutierung der Nestgenossen zum Umzug in ein neues Nest wird eine Orientierungsspur mit Darminhalt gelegt, die von den Kundschafterinnen durch mehrere Läufe zwischen dem alten und dem neuen Nest verstärkt wird. Dann betreten die Kundschafterinnen wieder ihr altes Nest und fordern durch ein bestimmtes Verhalten ihre Nestgenossen dazu auf, das Nest zu verlassen und auf der Duftspur zum neuen Nest zu folgen. Dieses Aufforderungsverhalten besteht darin, daß die

Kundschafterinnen im Nest kurze und rasche ›Sprints‹ zeigen, dann auf Nestgenossen zulaufen und nach einem anfänglichen Wackelverhalten gleichmäßig vor- und zurückschaukeln. Futteraustausch kommt dabei – im Gegensatz zur Futterrekrutierung – praktisch nicht vor. Dafür aber fassen die Kundschafterinnen häufig die animierten Nestgenossen an den Mundwerkzeugen, ziehen sie zu sich heran und tragen sie dann in das neue Nest. Auf diese Weise werden die meisten Kolonienmitglieder in das neue Nest transportiert, und nur wenige Arbeiterinnen werden schon allein durch das Wackel- und Schaukelverhalten zum selbständigen Verlassen des Nestes veranlaßt (MÖGLICH und HÖLLDOBLER, 1975).

Auch bei *Camponotus socius* legen die Kundschafterinnen eine Spur mit dem Inhalt ihrer Rectalblase von der Futterstelle zum Nest. Dieses Spursekret hat ebenfalls nur orientierende Funktion. Zum Rekrutieren der Nestgenossen ist es notwendig, daß die Kundschafter ein Wackelverhalten zeigen. Sie bewegen dabei Kopf und Thorax 6–12mal in der Sekunde (etwa 0,5–1,5 Sekunden lang) seitwärts hin und her und bewirken allein durch diese Signale, daß bis zu 30 Arbeiterinnen einer Kundschafterin folgen und das Nest verlassen. Die Kundschafterin führt nun die geworbenen Arbeiterinnen zum Futterplatz, wobei ihr die eigene Spur als Orientierungshilfe dient. Fängt man die Führerin weg, dann laufen die geworbenen Ameisen nicht weiter. Das zeigt, daß weitere Signale der Führerin auf dem Weg zur Futterstelle notwendig sind, die in der Giftdrüse tatsächlich gefunden wurden. HÖLLDOBLER konnte das dadurch zeigen, daß er aus einer Mikrospritze ein Gemisch aus Rectalblaseninhalt und Giftdrüsensubstanz austreten ließ und damit die ›führerlosen‹ *Camponotus*-Arbeiterinnen zum Weiterlaufen veranlassen konnte. Dabei dient, wie auch bei der natürlichen Rekrutierung, das Rectalblasensekret als länger wirksames Orientierungssignal, der Inhalt der Giftdrüse dagegen als kurzfristiges, zum Spurfolgen animierendes Werbesignal (HÖLLDOBLER, 1971b).

Das Rekrutieren von Nestgenossen beim Umzug in ein neues Nest beruht bei *Camponotus socius* im wesentlichen auf den gleichen Signalen wie die Futterrekrutierung. Lediglich das Verhalten der Kundschafterinnen im Nest läßt Unterschiede erkennen. Beim Nestumzug werden die Kolonienmitglieder nicht durch das Wackelverhalten geworben, sondern dadurch, daß die Kundschafter den Kopf ruckartig vor- und zurückbewegen. Mit diesen Signalen werden nicht nur Arbeiterinnen, sondern auch Männchen zum Verlassen des Nestes aufgefordert. Nur solche Nestgenossen, die nicht auf das Werbeverhalten der Kundschafter reagieren, werden in das neue Nest getragen.

Bei anderen Arten aus der Gruppe der Formicinen, die man daraufhin untersucht hat, bewirkt allein das Spursekret die Rekrutierung der Nestgenossen. Es bedarf keiner weiteren Signale von seiten der Kundschafter, um die Nestgenossen zu stimulieren und zum Folgen der Spur zu veranlassen. Einheitlich ist bei allen Formicinen, daß das Spurpheromon in der Rectalblase gespeichert und durch den Anus abgegeben wird (BLUM und WILSON, 1964; Abb. 5.6). Die chemische Zusammensetzung der Spursubstanz von Formicinen ist bisher nur bei *Lasius fuliginosus* bekannt. Bei dieser Art sind die Duftspuren besonders leicht zu verfolgen;

man sieht ihren Verlauf an einer nahezu ununterbrochenen Kette von Arbeiterinnen, die sich zur Futterquelle hin- bzw. von ihr wegbewegen. Es ist daher nicht verwunderlich, daß das Spurenlegen dieser Art besonders eingehend untersucht wurde.

BRUN hat schon 1914 *Lasius fuliginosus*-Arbeiterinnen über ein berußtes Papier laufen lassen und konnte dann unter der Lupe nicht nur die Fußspuren der Ameisen erkennen, sondern außerdem noch kräftige Linien, die er als das Ergebnis einer aktiven Markierung durch die Ameisen ansah. Er stützte sich dabei auf die Beobachtungen von SANTSCHI (1911), der bei verschiedenen Ameisenarten sah, wie sie mit der Spitze ihres Hinterleibs den Boden betupften. STUMPER ist es dann (1921a) gelungen, mit dem wässrigen Extrakt ganzer Tiere von *Lasius fuliginosus* Spuren zu legen, die im Verhaltenstest wirksam waren; und CATHY konnte (1951b) erste Hinweise darauf geben, woher die Spursubstanz bei *Lasius fuliginosus* stammt. Er verfütterte Holzkohle und Farblösungen an Arbeiterinnen, stellte dabei fest, daß beides in der Spur wieder auftauchte und schloß daraus, daß die Spursubstanz mit dem Anus abgegeben wird. Das wurde später (1964) von HANGARTNER und BERNSTEIN dadurch bewiesen, daß sie mit dem verdünnten Inhalt der Rectalblasen von *Lasius fuliginosus* Spuren legten, die im Verhalten wirksam waren.

Mit dieser Methode, künstliche Spuren mit verdünntem Rectalblaseninhalte von *Lasius fuliginosus* zu legen, konnten von HANGARTNER (1967 und 1969a) einige Fragen zur Spezifität der Spursubstanz, zur Stabilität der Geruchsspuren und zur Orientierung der Arbeiterinnen geklärt werden.

Es zeigte sich zunächst, daß die Spursubstanz von *Lasius (Dendrolasius) fuliginosus* bei anderen *Lasius*-Arten, wie *Lasius emerginatus*, *Lasius niger* und *Lasius (Chthonolasius) flavus*, unwirksam ist, daß aber andererseits *Lasius (Dendrolasius) fuliginosus* sehr wohl den Spuren von *Lasius emerginatus* und *Lasius niger* folgen kann. *Lasius (Chthonolasius) flavus* scheint dagegen entweder überhaupt keine oder aber eine sehr schwach wirksame Spursubstanz zu produzieren.

In der chemischen Analyse der Spursubstanz von *Lasius fuliginosus* ist man seit den Arbeiten von HUWYLER et al. (1973 und 1975) so weit, daß man schon 6 Inhaltsstoffe der Spursubstanz kennt. Es handelt sich bei allen diesen Substanzen um Fettsäuren, und zwar um Hexan-, Heptan-, Octan-, Nonan-, Decan- und Dodecansäure. Dabei ist es interessant, daß sich eine dieser Säuren, die Hexansäure, auch im Spurstoff einer Termiten nachweisen ließ, und zwar bei *Zootermopsis nevadensis* (HUMMEL und KARLSON, 1968).

Die Beobachtung von HANGARTNER, daß die unterirdisch lebende Ameise *Lasius flavus* keine oder eine sehr schwach wirksame Spursubstanz produziert, könnte die Vermutung nahelegen, daß unterirdisch lebende Ameisen in ihren Gängen keine Spuren legen. Um das zu prüfen, untersuchte HANGARTNER (1969b) die mit *Lasius fuliginosus* nahe verwandte und unterirdisch lebende Art *Acanthomyops interjectus* und fand, daß auch diese Art Spuren legt.

Bei den Knotenameisen, den Myrmicinen, ist das Spurenlegen ebenfalls weit verbreitet. In den meisten Fällen dient die Duftspur, wie auch bei den Formici-



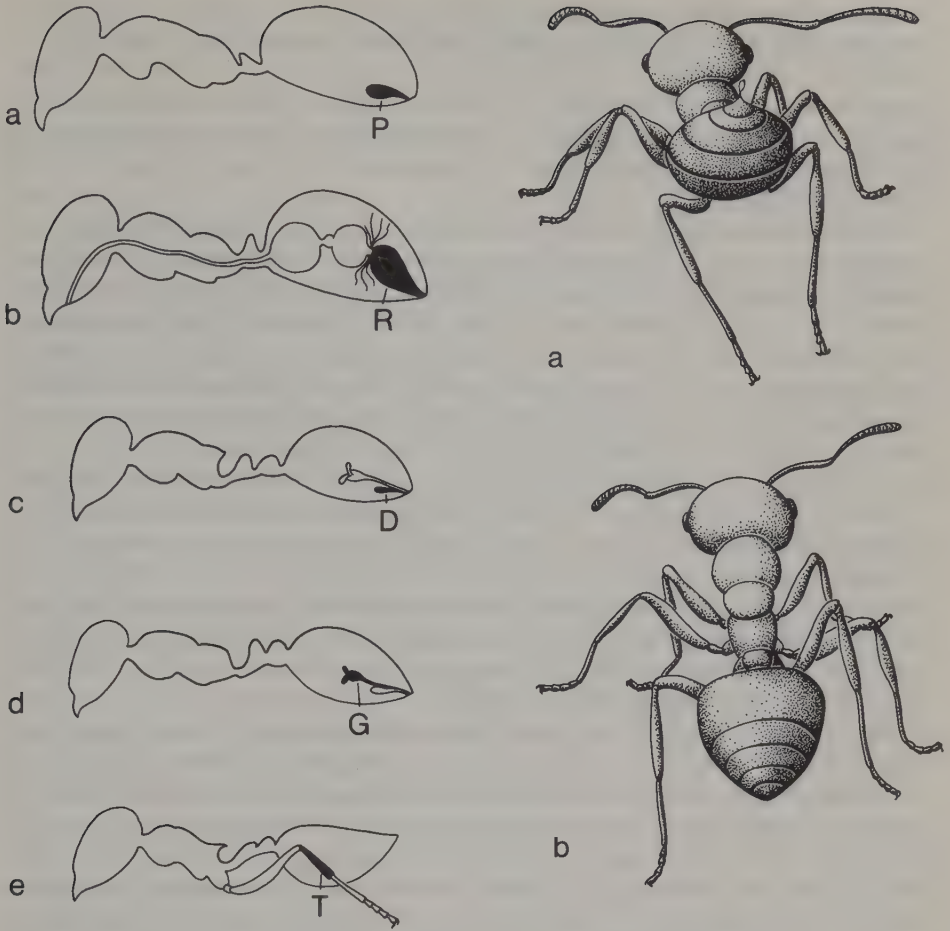


Abb. 5.6 (links): Spursubstanzdrüsen verschiedener Ameisengattungen: *Tapinoma* (a), *Lasius* (b), *Tetramorium* (c), *Solenopsis* (d), *Crematogaster* (e). D: Dufoursche Drüse; G: Giftdrüse; P: Pavanische Drüse; R: Rectalblase; T: Tibialdrüse (nach HÖLLDOBLER, 1970b, verändert) □ Abb. 5.7 (rechts): Arbeiterin von *Crematogaster peringueyi* beim Legen (a) und beim Folgen (b) einer Spur (nach FLETCHER und BRAND, 1968, verändert)

nen, nicht nur der Orientierung der Ameisen, sondern gleichzeitig auch der Rekrutierung der Nestgenossen. In einigen Fällen sind aber beide Funktionen getrennt. Hier sind es, ähnlich wie bei *Camponotus socius*, im wesentlichen mechanische Signale, durch die die Kundschafterinnen ihre Nestgenossen stimulieren, während die Duftspuren hauptsächlich der Orientierung dienen. Beispiele dafür sind Arten der Gattung *Monomorium* und *Tapinoma* (SZLEP und JACOBI, 1967) und der Gattung *Pheidole* (SZLEP-FESSEL, 1970).

Bei Arten der Gattung *Monomorium* (*subopacum* und *venustum*) legen die

Kundschafter mit ihrem Stachel eine Giftdrüsenspur von der Futterquelle zum Nest, die aber allein noch keine weiteren Arbeiterinnen aktiviert. Erst das Verhalten der Kundschafter, die im Nest ihre Nestgenossen anrennen, sie mit den Köpfen stoßen und mit den Fühlern bearbeiten, führt zur Rekrutierung der Nestgenossen. Die rekrutierten Arbeiterinnen verlassen das Nest und folgen der vom Futterplatz zum Nest gelegten Spur der Kundschafter, ohne daß die Kundschafter dabei noch erforderlich wären.

Bei *Monomorium pharaonis* ist es inzwischen gelungen, einige Komponenten der Spursubstanz zu analysieren. Es sind 5-butyl, 3-methyl-Octahydroindolizin; 2-butyl, 5-pentyl-Pyrrolidin und 2-(5-hexenyl), 5-pentyl-Pyrrolidin, die als Monomorin I, II und III bezeichnet werden (RITTER et al., 1973, RITTER et al., 1975). Außerdem wurde noch ein bzyklischer ungesättigter Kohlenwasserstoff der Summenformel  $C_{18}H_{30}$  gefunden und als Monomoren bezeichnet. Die Monomorine können inzwischen auch künstlich hergestellt werden (OLIVER und SONNET, 1974; RITTER und STEIN, 1975). Über die biologische Funktion der verschiedenen Bestandteile der Spursubstanz ist bislang noch nichts bekannt.

Bei *Pheidole pallidula* und *Ph. teneriffana* finden sich beim Rekrutieren von Nestgenossen dieselben Elemente wie bei *Monomorium subopacum* und *M. venustum*, wie Rennen, Stoßen und Schlagen mit den Fühlern. Allerdings wird bei *Pheidole* ein Teil der Arbeiterinnen schon allein durch die von den Kundschaftern gelegte Spur dazu gebracht, das Nest zu verlassen, während hauptsächlich die bei dieser Art vorkommenden Soldaten durch das Verhalten der Kundschafter rekrutiert werden (SZLEP-FESSEL, 1970)

Von besonderem Interesse ist die Futterrekrutierung bei *Crematogaster*-Arten, die ebenfalls zu den Myrmicinen gehören. Arten dieser Gattung, die an ihrem charakteristisch geformten Hinterleib (Abb. 5.7) zu erkennen sind, der bei Erregung in stumpfem Winkel nach oben gedreht wird, kommen nur in wärmeren Gebieten (z.B. Mittelmeerraum) vor. Auch *Crematogaster*-Kundschafterinnen zeigen im Nest ein besonderes Verhalten, mit dem sie Nestgenossen rekrutieren (LEUTHOLD, 1968a). Die Orientierung der rekrutierten Arbeiterinnen erfolgt auch hier durch eine Duftspur, die von den Kundschaftern zwischen Futterstelle und Nest gelegt wird. Das Spursekret wird aber nicht wie bei den Formicinen in der Rectalblase oder wie bei den bisher genannten Myrmicinen in der Giftdrüse produziert, sondern in den Hinterbeinen (Abb. 5.6). Die Sehnen für die Bewegung der Fußklauen sind im Unterschenkel (Tibia) der Hinterbeine so weit erweitert, daß sie einen Hohlraum bilden, in dem die Spursubstanz gespeichert wird. Von hier aus wird das Pheromon im Inneren der Sehne weitergeleitet und tritt aus dem ersten Fußglied aus. Die Spursubstanz kann von den Ameisen aktiv abgegeben werden, wobei die Hinterbeine nicht mit den beiden vorderen Beinpaaren koordiniert sind, sondern dicht nebeneinander heftig auf den Boden trommeln (Abb. 5.7). Beim normalen Laufen, wenn nicht aktiv gespurt wird, sind alle drei Beinpaare miteinander koordiniert. Es tritt auch dann etwas Spursubstanz aus (passives Spurenlegen), nur weit weniger als beim aktiven Spurenlegen. Diese für Ameisen ungewöhnliche Art des Spurenlegens mit den Hinterbeinen wurde bis-

her bei zwei *Crematogaster*-Arten gefunden, bei *Crematogaster ashmeadi* (LEUTHOLD, 1968a,b) und bei *Crematogaster peringueyi* (FLETCHER und BRAND, 1968).

Bei der kürzlich an der Elfenbeinküste entdeckten Art *Melissotarsus titubans* liegen in den erweiterten Tarsen Drüsen, deren Produkte aus mehreren Gängen nach außen gelangen. Es ist möglich, daß auch diese Drüsen eine Spursubstanz produzieren (DELAGE-DARCHEN, 1972a). Merkwürdig und für Ameisen einzigartig ist die Fortbewegungsweise dieser Tiere, die nur in Gängen unter Baumrinden leben. Mit vier Beinen laufen sie auf dem Boden der Gänge, mit den zwei übrigen Beinen aber an der Decke. Außerhalb ihrer Nester sind diese Ameisen unfähig, koordiniert zu laufen.

Bei den übrigen Knotenameisen, die man daraufhin untersucht hat, werden die Spurpheromone in Drüsen erzeugt, die zum Stachelapparat gehören, in der Gift- oder in der Nebendrüse, der schon mehrfach genannten Dufourschen Drüse (Abb. 5.6). Bei der in Nordamerika verbreiteten Ernteameise *Pogonomyrmex badius* und bei der in Mitteleuropa häufigen *Myrmica rubra* wirken beide Drüsen zur Futterrekrutierung zusammen.

Bei *Myrmica rubra* soll das eigentliche Rekrutierungspheromon in der Dufourschen Drüse erzeugt werden, während die Giftdrüse ein Pheromon liefert, das nur der Orientierung der Ameisen dient. Eine *Myrmica rubra*-Arbeiterin, die eine Beute gefunden hat, die sie allein nicht bewältigen kann, markiert angeblich die Umgebung der Beute mit Dufourdrüsensekret. Sie läuft dann zum Nest zurück und legt eine Spur mit dem Inhalt ihrer Giftdrüse. Vom Nest aus legt sie dann angeblich eine Spur mit dem Sekret ihrer Dufourschen Drüse und lockt damit Nestgenossen an (CAMMAERTS-TRICOT, 1974a,b).

Bei der Ernteameise *Pogonomyrmex badius* und auch bei einer Reihe weiterer *Pogonomyrmex*-Arten ist die Funktion der Drüsensekrete genau umgekehrt. Hier enthält die Giftdrüse ein Rekrutierungspheromon und die Dufoursche Drüse ein Pheromon, das der Orientierung der Arbeiterinnen dient (HÖLDOBLER und WILSON, 1970). Bei der chemischen Analyse des Inhalts der Dufourschen Drüse von *Pogonomyrmex badius* zeigte sich, daß das Sekret aus verschiedenen verzweigten und unverzweigten Kohlenwasserstoffen besteht, mit Dodecan und 6-Methyldodecan als Hauptkomponenten. Es könnte sein, daß die Zusammensetzung und die Mischung dieser Substanzen nicht nur art- sondern sogar koloniespezifisch ist. Dafür sprechen erste chemische Analysen und Verhaltensversuche, die zeigen, daß die Arbeiterinnen von *Pogonomyrmex badius* ihre eigenen Spuren von denen unterscheiden können, die von *barbatus*-Arbeiterinnen aus anderen Kolonien gelegt wurden (REGNIER et al., 1973).

Das Sekret der Dufourschen Drüse wird von einigen *Pogonomyrmex*-Arten, wie z.B. *P. barbatus* und *P. rugosus*, dazu verwendet, Dauerspuren zu legen, die lange Zeit bestehen bleiben und selbst schwere Regenfälle überstehen können. Diese Dauerspuren, deren »Duftnoten« wahrscheinlich koloniespezifisch verschieden sind, strukturieren ein Gebiet, das von mehreren Arten bewohnt wird. Dabei verlaufen die Dauerspuren in der Weise, daß sich die Spuren von verschied-



denen Kolonien nicht überschneiden. Da nun das Gros der Arbeiterinnen einer Kolonie auf den Dauerspuren zur Futtersuche ausläuft und ebenfalls auf ihnen wieder zum Nest zurückkehrt, werden die Ameisen gleichsam so kanalisiert, daß es zu verhältnismäßig wenigen Begegnungen und damit auch zu wenigen Kämpfen zwischen den Angehörigen aus verschiedenen Kolonien kommt. Diese Aufteilung der Nahrungsplätze zwischen verschiedenen Kolonien erlaubt auch eine größere Dichte der Nester, was man z.B. daraus ersehen kann, daß die Nester von *Pogonomyrmex maricopa*, die keine Dauerspuren anlegt, mehr als doppelt so weit auseinander liegen wie die von *Pogonomyrmex rugosus* und *P. barbatus* (HÖLDOBLER, 1974, 1976a).

Bei *Pogonomyrmex rugosus*, *P. californicus* und bei einigen weiteren körnersammelnden Ameisen ist noch auf andere Weise dafür gesorgt, daß sich die Arbeiterinnen verschiedener Arten während der Nahrungssuche wenig begegnen; sie laufen zu verschiedenen Tageszeiten aus, indem sie artspezifisch verschieden bei verschiedenen Temperaturen der Bodenoberfläche aktiv sind (CLARK und COMANOR, 1973; BERNSTEIN, 1974).

Die in den Südstaaten der USA weit verbreiteten und wegen ihrer schmerzhaften Stiche gefürchteten Feuerameisen (*Solenopsis saevissima*-Gruppe) legen, wie aus den Untersuchungen von WILSON (1962b,c) hervorgeht, Spuren mit dem Inhalt ihrer Dufourschen Drüse aus dem herausgestreckten Stachel (Abb. 5.6). Diese Spursubstanz dient sowohl der Rekrutierung als auch der Orientierung der Nestgenossen. Das geht schon daraus hervor, daß die Anzahl der rekrutierten Arbeiterinnen in dem Maße zunimmt, in dem man die Spursubstanzmenge auf künstlich gelegten Spuren steigert (WILSON, 1962b). Es war nun interessant zu wissen, ob einzelne Arbeiterinnen in der Lage sind, die Zahl der zum Futter auslaufenden Arbeiterinnen der Menge bzw. der Qualität der gefundenen Nahrung dadurch anzupassen, daß sie entsprechend mehr oder weniger Spursubstanz abgeben. WILSON (1962c) konnte aber keine Korrelation zwischen dem Spurenlegen einzelner Arbeiterinnen und der Menge und der Qualität der Nahrungsquelle finden. Das Spurenlegen erfolgt danach einem ›Alles-oder-nichts‹-Gesetz. Entweder werden Spuren gelegt oder nicht; graduelle Unterschiede scheint es nicht zu geben. Nach diesen Ergebnissen mußte man annehmen, daß die Zahl der rekrutierten Ameisen nur dadurch an besonders reiche Nahrungsquellen angepaßt wird, daß die Spuren durch die Zahl der heimkehrenden Arbeiterinnen immer neu verstärkt werden.

Später hat HANGARTNER (1969c) diese Frage erneut untersucht und fand dabei, daß die Spuren einzelner Arbeiterinnen tatsächlich unterschiedlich ausgeprägt sein können (Abb. 5.8). Die Kontinuität der Spur und gleichzeitig auch die Stärke des Stachelabdrucks erhöhte sich bei der von HANGARTNER untersuchten Feuerameise (*Solenopsis geminata*) mit zunehmender Nahrungsnot der Kolonie, mit zunehmender Qualität der Futterquelle und abnehmender Distanz zwischen Futterplatz und Nest. Ob allerdings auch den unterschiedlich ausgeprägten Spuren verschiedene Mengen abgegebener Spursubstanz entsprechen, das ließ sich bei der Feuerameise nicht feststellen. Die Menge der von einer Feuerameise ab-

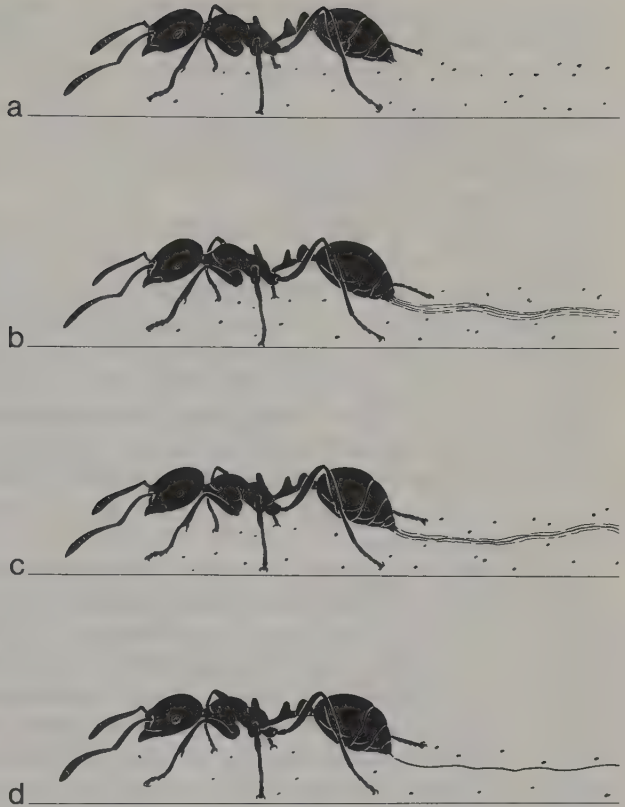


Abb. 5.8: Arbeiterin der Feuerameise *Solenopsis geminata*, die auf einer be-  
rußten Glasplatte in Ab-  
hängigkeit von der Ergie-  
bigkeit der Futterquelle  
verschieden ausgeprägte  
Spuren legt. a: Nur Fuß-  
spuren bei unergiebigster  
Futterquelle; b: Spur mit  
den Borsten des Hinter-  
leibsendes; c: Borsten-  
und leichte Stachelspur;  
d: Starke Stachelspur bei  
sehr ergiebiger Futter-  
quelle (nach HANGART-  
NER, 1969c, und HÖLL-  
DOBLER, 1970b, verän-  
dert)

gegebenen Spursubstanz ist dafür zu gering. Wie gering diese Menge ist, geht dar-  
aus hervor, daß WALSH et al. (1965) die von einer Arbeiterin von *Solenopsis sae-  
vissima* produzierte Menge an Spursubstanz auf 0,6 Nanogramm, also auf  $0,6 \times 10^{-9}$  g schätzten. Ein günstigeres Versuchstier war in dieser Beziehung die For-  
micine *Acanthomyops interjectus*, die beim Spurenlegen einzelne Duftmarken  
setzt. Hier konnte HANGARTNER (1970) zeigen, daß auch die Menge der Spur-  
substanz, die von einzelnen Arbeiterinnen abgegeben wird, der Qualität der Nah-  
rung angepaßt wird. Mit zunehmender Konzentration des gebotenen Zuckerwas-  
sers setzt die einzelne Ameise dichtere Duftmarken und scheidet zudem pro  
Marke mehr Spursubstanz aus, wodurch tatsächlich die Anzahl der auslaufenden  
Arbeiterinnen erhöht wird. Das zeigt nun, daß auch einzelne Kundschafterinnen  
mit der Menge der von ihnen abgegebenen Spursubstanz die Zahl der rekrutier-  
ten Nestgenossen beeinflussen und der Qualität der Nahrung anpassen können.

Die chemische Zusammensetzung der Spursubstanz ist weder bei *Acantho-  
myops interjectus* noch bei Feuerameisen bekannt. Aus den Untersuchungen von  
BARLIN et al. (1976) weiß man allerdings inzwischen, daß *Solenopsis richteri* und  
*S. invicta* artspezifische Spuren legen, während *S. geminata* und *S. xyloni* wahr-

scheinlich die gleiche Spursubstanz produzieren. Die Spursubstanz von *Solenopsis richteri* besteht aus mehreren Komponenten, wobei die Hauptkomponente ein Molekulargewicht von 218 und die Summenformel  $C_{16}H_{26}$  hat. Die geringste Menge dieser Substanz, die schon Spurenfolgen auslöst, beträgt 10 fg oder  $10^{-14}$  g pro cm. Wie gering diese Menge ist, wird vielleicht daraus deutlich, daß 1 g dieser Substanz für eine Spur von 1 Milliarde km Länge oder für die 55fache Entfernung Erde-Sonne ausreicht.

Eine Frage, die mehrfach diskutiert wurde, ist die Frage nach der Richtungsspezifität von Spuren. Nach BETHE (1898) sind die Spuren der Ameisen polarisiert, so daß die Tiere daraus die Richtung zur Futterstelle bzw. zum Nest erkennen können. Inzwischen aber wurde diese Hypothese widerlegt, und zwar sowohl für Ameisen (CARTHY, 1951b; WILSON, 1962c; LEUTHOLD, 1975) als auch für Termiten (TSCHINKEL und CLOSE, 1973). Nach LEUTHOLD z.B. laufen unerfahrene Arbeiterinnen von *Crematogaster*, die eine Spur ihrer eigenen Art kreuzen, mit gleicher Häufigkeit in beide Richtungen der Spur. Und auch unter natürlichen Bedingungen kann man gelegentliche Irrtümer beobachten, etwa derart, daß Futter tragende Arbeiterinnen auf der Spur in eine Richtung laufen, die sie vom Nest fortführen.

Bei Blattschneiderameisen, die mit ihrer Spursubstanz sowohl Orientierungshilfen geben als auch rekrutieren, ist es zum erstenmal gelungen, das Spurpheromon einer Ameise zu analysieren (TUMLINSON et al., 1971, 1972). Die Spursubstanz besteht bei *Atta texana* im wesentlichen aus Methyl 4-methylpyrrol-2-carboxylat (Abb. 5.9), einer Substanz, die man auch inzwischen synthetisch herstellen kann. Die Verhaltensschwelle liegt bei 0,8 pg pro cm oder  $0,8 \times 10^{-12}$  g oder  $3,48 \times 10^8$  Molekülen pro cm. Man weiß inzwischen, daß diese Substanz auch von anderen Blattschneiderameisen als Spurpheromon produziert wird (*Atta cephalotes*; RILEY et al. 1974) und daß sie bei weiteren Arten von Blattschneiderameisen im Verhalten wirksam ist wie z. B. bei *Atta colombica*, *A. laevigata*, *Acromyrmex octospinosus*, *A. versicolor*, *Trachymyrmex septentrionalis*, *T. urichi*, *Apterostigma collare* und bei *Cyphomyrmex rimosus*, nicht aber bei *Atta sexdens* (RILEY et al., 1974; ROBINSON et al., 1974). Bietet man den Ameisen ähnlich gebaute Moleküle als Spur, wie es SONNET und MOSER (1972, 1973) getan haben, dann zeigt sich, daß solche Substanzen am wirksamsten sind, die eine freie NH-Gruppe mit einer benachbarten Ester-Funktion und einen Substituenten an der

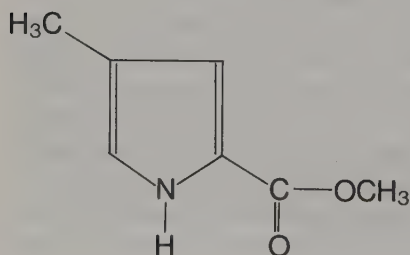


Abb. 5.9: Methyl-4-methylpyrrol-2-carboxylat



Ring-Position 4 haben. Während die sterischen Verhältnisse an der Carbonyl-Gruppe für die Wirksamkeit entscheidend sind, kann man sie dagegen ohne Verlust der Wirksamkeit am Stickstoff- und am Kohlenstoff-Atom, das die Methyl-Gruppe trägt, verändern.

Spursubstanzen wurden auch in anderen Unterfamilien als den Formicinen und den Myrmicinen nachgewiesen. Man fand sie bei den Dolichoderinen, den Cera-pachynen und Dorylinen, bei einigen Arten von Pseudomyrmecinen und in Ausnahmen auch bei Ponerinen. Den Myrmeciinen scheinen dagegen die Spursubstanzen ganz zu fehlen.

Die Dolichoderinen produzieren ihre Spursubstanzen in einer eigenen Drüse, die unabhängig vom Verteidigungsapparat ist, in der Pavanschen Drüse (Abb. 5.6). Der Ausführgang mündet zwischen dem 4. und dem 5. Hinterleibs-segment nach außen (WILSON und PAVAN, 1959). Bislang wurden im wesentlichen Arten der Gattung *Iridomyrmex*, *Tapinoma* und *Monacis* untersucht. Auffallend ist hier, daß im Gegensatz zu den *Lasius*-Arten und verschiedenen Blatt-schneiderameisen die Spursubstanzen der bisher untersuchten Dolichoderinen streng artspezifisch sind.

Bei den Dorylinen, den Wanderameisen, orientieren sich die Züge der Ameisen nach Spurpheromonen, die wie bei den Formicinen im hinteren Ende des Darms gespeichert und durch den Anus ausgeschieden werden. Der Zusammenhalt der Kolonie während der Wanderungen beruht außer auf mechanischem Kontakt wesentlich auch auf der Wirkung der Spurpheromone. Wird die Spur einmal unterbrochen, dann stockt der nachfolgende Teil des Zuges und braucht eine gewisse Zeit, bis er den Anschluß wiedergefunden hat. Gelegt wird die Spur von einer Gruppe von Arbeiterinnen, die an der Spitze des Zuges im Abstand von einigen Zentimetern marschieren. Es handelt sich dabei nicht um eine besondere Gruppe von Kundschafterinnen, sondern um »zeitweilige Pioniere«. Jede Arbeiterin einer Kolonie, die neuen Boden betritt, legt eine Spur; und so auch die Arbeiterinnen der Spitzengruppe eines Zuges, die sich dann wieder zurückziehen und von anderen Arbeiterinnen abgelöst werden. Die Arbeiterinnen, die neu an die Spitze kommen, kriechen dicht an den Boden geduckt weiter und bearbeiten mit ihren Fühlern heftig das Substrat. Jede von ihnen streift mit dem Hinterleib den Untergrund, gibt dabei Spursubstanz ab und zieht sich später wieder zurück (SCHNEIRLA, 1971).

Soweit man aus den Untersuchungen von SCHNEIRLA (1944), RETTENMEYER (1963) und TORGERSON und AKRE (1970b) weiß, ist die Spezifität der Spursubstanzen bei den Dorylinen sehr gering. In der Regel folgen verschiedene Arten derselben Gattung wechselseitig ihren Spuren und in vielen Fällen auch den Spuren von Arten aus verschiedenen Gattungen. Außerdem können Spuren von Wanderameisen auch von einigen Käfern gelesen werden, die diesen Ameisen folgen. Beispiele dafür sind etwa der Staphylinide bzw. Histeride *Euxenista* und *Vatesus* (AKRE und TORGERSEN, 1969; TORGERSEN und AKRE, 1970a) oder auch der Carabide *Helluomorphoides texanus*, der den Spuren von *Neivamyrmex nigrescens* folgt. Er ernährt sich hauptsächlich von der Brut der Ameisen

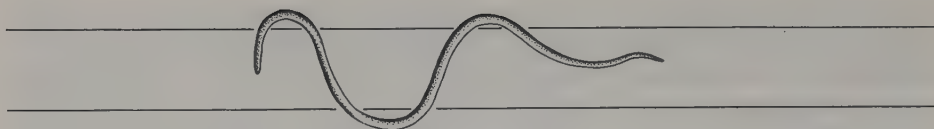


Abb. 5.10: Die Schlange *Leptotyphlops dulcis* folgt der künstlich gelegten Spur einer Wanderameise (nach WATKINS et al., 1967, verändert)

und ist selber vor den Angriffen der Ameisen durch eine Verteidigungssubstanz geschützt, die die Ameisen abschreckt (PLSEK et al., 1969).

Interessanterweise gibt es darüber hinaus auch Wirbeltiere, die Spuren von Wanderameisen folgen. Man fand die Schlange *Leptotyphlops dulcis* in einem nächtlichen Zug der Wanderameise *Neivamyrmex nigrescens*. Daß diese augenlose Schlange tatsächlich der chemischen Spur der Wanderameisen folgt, stellte sich im Labor heraus. Man legte hier künstliche Spuren mit einer Mischung aus Rectalblaseninhalte von *Neivamyrmex nigrescens* mit dest. Wasser und konnte beobachten, daß die Schlangen diesen Spuren folgten (Abb. 5.10). Im Freiland folgen die Schlangen den Wanderameisen Spuren und ernähren sich von Ameisenbrut (WATKINS et al., 1967). Geschützt sind die Schlangen vor den Ameisen hauptsächlich durch Substanzen aus ihrem »Kloakalsack«. Dafür sprach zunächst die Beobachtung, daß der Kloakalsack der Schlangen nach den Angriffen der Ameisen leer ist (GEHLBACH et al., 1968). Dann hat man festgestellt, daß das Sekret aus dem Kloakalsack auf Ameisen abschreckend wirkt (WATKINS et al., 1969) und schließlich hat die chemische Analyse dieser Substanz ergeben, daß sie hauptsächlich aus zwei Komponenten besteht, aus Glycoproteinen und Fettsäuren, mit denen die Schlangen ihren gesamten Körper überziehen. Dabei bewirken die Glycoproteine wahrscheinlich, daß die Schlangen schlüpfrig und schwer angreifbar durch die Ameisen werden, während die Fettsäuren die Ameisen abschrecken (BLUM et al., 1971).

Auch Ameisen können abschreckend wirkende Stoffe, sog. Repellentsubstanzen, beim Nahrungserwerb einsetzen. Von der Diebsameise *Solenopsis fugax* weiß man schon lange, daß sie ihre Nester in unmittelbarer Nähe anderer Ameisenarten anlegt. Die Nester bestehen aus zahlreichen Nestkammern, die durch ein feines Netz schmaler Gänge der maximal 3 mm langen Arbeiterinnen der Diebsameisen verbunden sind. Solche Gänge reichen auch in die Nester der fremden Ameisenarten hinein und werden von den Diebsameisen dazu benutzt, an die fremde Brut zu gelangen, die von den Dieben ausgesaugt wird. Da Ameisen ihre eigene Brut gewöhnlich sehr gut bewachen, wunderte man sich zunächst, wie es die Diebsameisen fertigbringen, sich in den fremden Brutkammern zu behaupten. Inzwischen weiß man, daß *Solenopsis fugax* ebenso wie *Monomorium pharaonis*, die wahrscheinlich in ihrer ostindischen Heimat auch als Diebsameise lebte, ihre Gänge nicht nur mit ihrem Rekrutierungspheromon aus der Dufour'schen Drüse, sondern auch mit einer Repellentsubstanz aus ihrer Giftdrüse markiert. *Monomorium* schaltet mit dieser Substanz Futterkonkurrenten an gemein-

samen Futterstellen aus, und *Solenopsis* gelingt es damit, sich ungehindert in den fremden Brutkammern breit zu machen. Wie ähnlich diese chemische Strategie zwischen *Solenopsis* und *Monomorium* ist, geht daraus hervor, daß sie ihre Spuren nicht von denen der anderen Art unterscheiden können und auch nicht auf die Repellentsubstanz der anderen Art reagieren (HÖLLDOBLER, 1973c).

## 5.4 Kommunikation bei Hochzeitsflug und Paarung

Von verhältnismäßig wenigen Ausnahmen abgesehen sind die Geschlechtstiere der Ameisen geflügelt. Sie verlassen meist, kurz nachdem sie geschlüpft sind, ihr Nest und veranstalten ihren ›Hochzeitsflug‹. Ein solcher Hochzeitsflug junger Geschlechtstiere bringt meist nicht nur die Geschlechtstiere einer Kolonie zusammen, sondern auch solche aus verschiedenen Kolonien, die sich entweder in der Luft oder – was häufiger der Fall ist – im Anschluß an den Flug paaren. Die frisch begatteten Weibchen beginnen dann mit der Gründung einer neuen Kolonie, wenn sie nicht von anderen Kolonien aufgenommen werden, während die Männchen ihr Lebenswerk bereits vollendet haben; sie sterben gewöhnlich kurz nach der Paarung.

Während des Hochzeitsfluges und bei der Paarung muß das Verhalten der jungen Geschlechtstiere gut aufeinander abgestimmt sein. Zunächst muß der Zeitpunkt des Hochzeitsfluges übereinstimmen. Männchen und Weibchen müssen etwa gleichzeitig losfliegen, um sich in der Luft begegnen zu können. Dabei ist es auch wichtig, daß die Schwarmzeiten der Geschlechtstiere aus verschiedenen Kolonien synchronisiert sind, wenn es nicht nur zu Inzucht kommen soll. Weiterhin muß die Flugrichtung der fliegenden Ameisen in der Weise aufeinander abgestimmt sein, daß sich die schwärmenden Geschlechtstiere verschiedener Kolonien auch wirklich treffen. Und schließlich müssen Männchen und Weibchen einander erkennen und zum Kopulieren veranlaßt werden, wenn eine erfolgreiche Begattung erfolgen soll.

Wir kennen bis heute bei weitem noch nicht alle Faktoren, die einen Schwarm auslösen und den weiteren Ablauf des Schwarms beeinflussen. Außerdem gibt es – wie nicht anders zu erwarten ist – erhebliche Unterschiede zwischen verschiedenen Ameisenarten. Man kann aber schon zwei verschiedene Gruppen von Faktoren unterscheiden. Einmal Umweltfaktoren, wie etwa Temperatur und Tageszeit, die wesentlich den Schwarmzeitpunkt bestimmen und synchronisieren, und besondere Landmarken, wie etwa Bäume, Berge oder auch Türme, vielleicht auch Seen (SANDERS, 1972), die bevorzugt angeflogen werden und dadurch die Geschlechtstiere verschiedener Kolonien zusammenführen. Was diese Umweltfaktoren leisten können, sieht man z.B. daran, daß in einigen Fällen schon die Feuerwehr ausgerückt ist, weil die dichten Scharen fliegender Ameisen, die sich an einem markanten Gebäude trafen, für Rauchwolken gehalten wurden. – Außer Umweltfaktoren hat man auch besondere Pheromone gefunden, die ebenfalls dazu beitragen, das Verhalten der Geschlechtstiere aufeinander abzustimmen.



HÖLLDOBLER und MASCHWITZ haben (1965) das Schwarmverhalten der in Bäumen nistenden Roßameise *Camponotus herculeanus* genauer untersucht. Sie beschreiben den Ablauf eines Schwarms folgendermaßen: »Wenige Männchen beginnen mit kurzen Abflügen auf Entfernungen von 2 bis 4 m; dort gehen sie zu Boden und laufen zumeist zum Nest zurück. Bald darauf kriechen die Männchen immer weiter am Stamm vom Schwarmloch aufwärts bis in eine Höhe von etwa 2 m, während ununterbrochen weitere Männchen aus der Öffnung herausquellen. Die Zirkulation vom Nest zum Licht und zurück zum Nest, die sich beim Sonnungsvorgang beobachten läßt, findet nicht mehr statt. Alle Männchen streben stark dem Licht zu und stellen sich fast senkrecht gegen den Stamm in Lichtrichtung, bis endlich lawinenartig anschwellend der Abflug stattfindet. Während Männchen im Nest negativ phototaktisch fliehen, zeigen sie in Schwarmstimmung eine positive Lichtflucht. Die Weibchen, die sich inzwischen schon zahlreicher am Flugloch gesammelt haben, verlassen kurz vor dem Abflugmaximum der Männchen schlagartig zu Hunderten das Loch und laufen in breiter Front meist bis zur Gipfelregion des Baumes empor. Von hier aus fliegen sie ab. Die Männchen schwärmen ziemlich steil nach oben, die schweren Weibchen dagegen gewinnen in unbeholfenem Flug nur langsam an Höhe. Schwarmsammlungen in der Luft ließen sich nie beobachten. Männchen und Weibchen zerstreuen sich diffus im freien Raum.«

Besonders auffallend ist an diesem Bericht, daß sich die Abflughäufigkeit der Männchen allmählich steigert und die Weibchen genau dann starten, wenn die Männchen nahezu den Höhepunkt ihres Schwärmens erreicht haben.

Nachdem schon früher im Labor beobachtet worden war, daß Roßameisen-Weibchen stark auf ein Sekret der Männchen reagieren, das diese in ihren Mandibeldrüsen produzieren, haben HÖLLDOBLER und MASCHWITZ (1965) geprüft, ob dieses Sekret beim Schwärmen eine Rolle spielt. Und tatsächlich fanden sie, daß man mit dem Mandibeldrüsensekret der Männchen die Weibchen zum Schwärmen veranlassen kann, sofern Temperatur und Tageszeit dafür geeignet sind. Sie fanden außerdem, daß die Männchen, die kurz vor dem Abflug sind, prall gefüllte Mandibeldrüsen haben, während die Drüsen der bereits abgeflogenen Männchen leer sind. Das ließ darauf schließen, daß die Männchen vor ihrem Start die Umgebung des Schwarmloches mit dem Sekret ihrer Mandibeldrüse beduften. Das stark duftende Sekret hat auf andere Männchen keine Wirkung, lockt aber Weibchen aus dem Nestinneren und stimuliert sie gerade dann zum Abfliegen, wenn das Gros der Männchen startet. Während des Hochzeitsfluges selber hat das Mandibeldrüsensekret keine Wirkung mehr auf die Weibchen. Beide Geschlechter orientieren sich dann optisch, indem sie markante Stellen wie hohe Baumkronen anfliegen und sich dort verpaaren.

Das Sekret der Mandibeldrüse von Roßameisen wurde von FALKE (1968) chemisch untersucht. Er fand darin 5 verschiedene Substanzen, von denen er 4 identifizieren konnte, allerdings nicht die im Verhalten wirksame Komponente. Auch bei *Lasius*-Arten spielt das Mandibeldrüsensekret der Männchen beim Schwärmen eine wichtige Rolle, wie aus den Untersuchungen von LAW et al.

(1965) und von HÖLLDOBLER und MASCHWITZ (HÖLLDOBLER, 1973d) an verschiedenen *Lasius*-Arten hervorgeht.

Weibliche Sexuallockstoffe wurden bei anderen Ameisenarten nachgewiesen, wie z.B. bei *Formica*-Arten. *Formica*-Arten unterscheiden sich von den Roßameisen vielfach dadurch, daß in einer Kolonie häufig nur Männchen oder nur Weibchen, nicht aber beide Geschlechter gebildet werden. Das gilt auch für die Arten *Formica montana* und *Formica pergandei*, deren Schwarmverhalten von KANNOWSKI und JOHNSON (1969) genauer untersucht wurde. Die Männchen, die hier von anderen Nesthügeln aus starten als die Weibchen, klettern zunächst auf Pflanzen in der Nachbarschaft ihres Nestes und verharren hier regungslos. Taucht dann im Umkreis von 15–20 m ein frisch geschlüpftes Weibchen auf, dann werden die Männchen auf ihrem Posten unruhig, fliegen schließlich direkt auf das Weibchen zu und begatten es. Die begatteten Weibchen brechen ihre Flügel ab und suchen geeignete Plätze zum Gründen einer neuen Kolonie auf. Die Männchen dagegen suchen weitere unbegattete Weibchen. Frisch geschlüpfte Männchen, die nach etwa zehn- bis dreißigminütigem Warten kein Weibchen gefunden haben, gehen dazu über, Suchflüge durchzuführen und fliegen dabei meist dicht über dem Boden. Die frisch geschlüpften Weibchen, die ihr Nest verlassen haben, wurden dagegen nur selten beim Fliegen beobachtet. Sie bevorzugen den Fußmarsch und erklettern Pflanzen in der Umgebung ihres Nestes, wo sie bewegungslos stehenbleiben. In dieser Stellung locken sie geruchlich die Männchen ihrer eigenen Art an. Das geht aus Versuchen hervor, die KANNOWSKI und JOHNSON im Labor durchgeführt haben. Sie konnten allerdings nicht feststellen, in welcher Drüse die Weibchen ihre Sexuallockstoffe produzieren.

Ähnliche Hochzeitsflüge, wie sie KANNOWSKI und JOHNSON bei *Formica montana* und *F. pergandei* fanden, entdeckte TALBOT (1959, 1971, 1972) bei *Formica obscuripes* und *F. dacotensis*. Auch hier sitzen die Weibchen auf Gräsern und anderen Pflanzen in der Nähe ihrer Nester, während die Männchen in tiefen Flügen nach begattungsbereiten Weibchen suchen. Angelockt werden die Männchen sehr wahrscheinlich auch bei diesen Arten durch Pheromone der Weibchen.

Bei anderen Ameisenarten aus der Unterfamilie der Myrmicinen wurde nachgewiesen, daß in der Giftdrüse ein Sexuallockstoff erzeugt wird. Die Myrmicine *Xenomyrmex floridanus* ist in den Mangrovesümpfen von Florida sehr verbreitet. Man weiß über ihren Hochzeitsflug im Freiland sehr wenig, wohl aber aus Laborversuchen von HÖLLDOBLER (1971a), daß geflügelte Weibchen dieser Art ihre Männchen wirkungsvoll anlocken. Die Lockwirkung auf die Männchen bleibt gleich, wenn man statt intakter geflügelter Weibchen nur die zerdrückten Abdomen der Weibchen oder nur deren Giftdrüsensekret anbietet. Das zeigt, daß die *floridanus*-Weibchen in ihrer Giftdrüse einen Sexuallockstoff produzieren, der, wie aus weiteren Versuchen von HÖLLDOBLER hervorgeht, die Männchen nicht nur anlockt, sondern sie außerdem auch sexuell stimuliert.

Unter den sozialparasitischen Ameisen gibt es einige Arten mit ungeflügelten Geschlechtstieren. So hat etwa die schon genannte *Harpagoxenus sublaevis* neben wenigen geflügelten meist ungeflügelte Weibchen. Diese und einige weitere

Arten können natürlich keinen Hochzeitsflug veranstalten. BUSCHINGER hat das Begattungsverhalten dieser Arten untersucht und dabei festgestellt, daß auch hier ein Sexuallockstoff im Spiele ist.

*Harpagoxenus sublaevis* galt früher als extrem seltene Art, bis sie BUSCHINGER (1966a,b) an einigen Stellen verhältnismäßig häufig fand und im Labor züchten konnte. BUSCHINGER (1968a,b) konnte beobachten, daß die begattungsbereiten Weibchen unter Laborbedingungen zwischen 18 und 22 Uhr das Nest verlassen und in der Umgebung erhöhte Punkte besteigen. An diesen Punkten verharren die Tiere meist regungslos mit erhobenem Hinterleib, öffnen ihre Kloake und strecken den Stachel heraus. Ein begattungsbereites Männchen, das sich dem Weibchen nähert, läuft geradeswegs auf dieses zu und begattet es. Die Kopula dauert insgesamt etwa 15–20 sec. Danach sinkt das Männchen nach hinten (vgl. Abb. 5.11). Auf ein recht rüdes Zeichen des Weibchens hin, auf einen Biß in den Hinterleib, löst das Männchen die Verkettung. MARIKOVSKY (1961) fand bei der Waldameise *Formica rufa* in Westsibirien, daß Weibchen bei dieser Gelegenheit den Männchen sogar den Hinterleib abbeißen können.

Das Verhalten der *Harpagoxenus*-Weibchen vor der Paarung erinnert an das Verhalten sterzelnder Bienen und wurde von BUSCHINGER daher als »Locksterzeln« bezeichnet. BUSCHINGER fand das Locksterzeln außer bei *Harpagoxenus* noch bei den ebenfalls sozialparasitischen Ameisen *Leptothorax kutteri* (1971a),



Abb. 5.11: Paarung von *Doronomyrmex pacis*. Das Männchen sinkt am Ende der Paarung nach hinten und wird kurz darauf vom Weibchen in den Hinterleib gebissen, wodurch die Verkettung des Paares gelöst wird. Danach kann das Männchen noch weitere Weibchen begatten, wie die beiden duftsterzelnden Weibchen, die außerdem zu erkennen sind (Photo: A. BUSCHINGER)



*L. gösswaldi* (1974), *Doronomyrmex pacis* (1971b; Abb. 5.11), bei der nicht sozialparasitischen Gastameise *Formicoxenus nitidulus* (1976b) und bei den völlig selbständig lebenden Arten *Leptothorax muscorum* und *L. gredleri* (BUSCHINGER, pers. Mitt).

In Laborversuchen konnte BUSCHINGER (1972a) zeigen, daß die Männchen von *Harpagoxenus* sowohl sterzelnde Weibchen wie herauspräparierte Giftdrüsen aus 3–4 m Entfernung anfliegen. Sie landen aber meist nicht genau auf der Duftquelle, sondern im Umkreis von einigen Zentimetern und beginnen dann intensiv zu suchen. Treffen sie dabei auf das Weibchen, dann folgt sofort die Kopulation. Finden sie aber nur Giftdrüsensekret, dann versuchen die Männchen nicht, wie z.B. die Männchen von *Xenomyrmex floridanus*, mit der Duftquelle zu kopulieren. Bei *Harpagoxenus* ist zur Auslösung des männlichen Kopulationsverhaltens der unmittelbare Kontakt mit den Weibchen notwendig, bei dem ein Oberflächenpheromon der Weibchen wirksam wird. Wäscht man nämlich begattungsbereite Weibchen mit Leichtbenzin ab, dann verlieren sie ihren Reiz für die Männchen. Sie lösen kein Kopulationsverhalten mehr aus (BUSCHINGER, 1973b).

BUSCHINGER untersuchte auch die Wirksamkeit von Sexuallockstoffen zwischen sozialparasitischen Arten, die in der Natur äußerst selten sind. *Doronomyrmex* wurde 1945 und *Leptothorax gösswaldi* 1967 von KUTTER zuerst beschrieben und *Leptothorax (Mychothorax) kutteri* 1965 von BUSCHINGER zuerst entdeckt. Zwischen *Leptothorax kutteri* und *Doronomyrmex pacis* sind die Sexuallockstoffe wechselseitig wirksam, was erstaunlich ist, da Sexuallockstoffe meist streng artspezifisch sind. Die *kutteri*-Männchen wurden in BUSCHINGER's Versuchen von den *Doronomyrmex*-Weibchen angelockt und versuchten, diese zu begatten, was aus mechanischen Gründen mißlang. Auch die *Doronomyrmex*-Männchen wurden von den *kutteri*-Weibchen angelockt und waren sogar erfolgreich bei der Paarung. BUSCHINGER erhielt (1972b) auf diese Weise 7 Bastardweibchen. In der Natur ist eine solche Kreuzung wahrscheinlich dadurch ausgeschlossen, daß die Weibchen beider Arten zu verschiedenen Tageszeiten sterzeln. In den Versuchen von BUSCHINGER wurden die Kreuzungen nur dadurch erreicht, daß die Kolonien der verschiedenen Arten zu unterschiedlichen Tageszeiten von der niederen Nachttemperatur auf 24–27°C aufgeheizt und dadurch die Sterzelzeiten synchronisiert wurden. Auch *Leptothorax gösswaldi*-Männchen reagieren auf Sexuallockstoffe anderer Arten, und zwar von *Doronomyrmex pacis*, *Leptothorax kutteri* und von *Harpagoxenus sublaevis*. Umgekehrt ist der Sexuallockstoff von *Leptothorax gösswaldi* nur für *Doronomyrmex pacis* und – allerdings in viel geringerem Maße – auch für die Männchen von *Leptothorax kutteri*, nicht aber für die Männchen von *Harpagoxenus sublaevis* attraktiv. Zur Kopulation kam es zwischen *Leptothorax gösswaldi*-Männchen und *Leptothorax kutteri*-Weibchen und zwischen *Doronomyrmex pacis*-Männchen und *Leptothorax gösswaldi*-Weibchen, wobei nur im 1. Fall Nachkommen entstanden (BUSCHINGER, 1974).

Auch von *Monomorium pharaonis* weiß man, daß die Weibchen ein Sexual-

pheromon produzieren, das von den begattungsbereiten Tieren abgegeben wird und die Männchen anlockt und sexuell stimuliert. Anders aber als bei den oben genannten Myrmicinen, wird der Sexuallockstoff nicht in der Giftdrüse, sondern in der Dufourschen Drüse und in der Bursaseitentasche produziert. Arbeiterinnen haben in diesen Drüsen kein Sexualpheromon, und auch die Drüseninhalte älterer Weibchen, die schon im Nest Eier legen, sind für Männchen weder attraktiv noch sexuell stimulierend (HÖLLDOBLER und WÜST, 1973). Aus den Untersuchungen von BUSCHINGER und PETERSEN (1971) und PETERSEN und BUSCHINGER (1971b) weiß man, daß die Geschlechtstiere im Nest oder in der unmittelbaren Nähe davon kopulieren, und zwar wenige Tage nach dem Schlüpfen. Der Sexuallockstoff braucht daher nicht als Fernlockstoff zu wirken. Er hat auch nur eine Reichweite von maximal 6 cm und wirkt aus dieser Entfernung anlockend. Erst bei höherer Konzentration, im Abstand von 2–3 cm vom jungen Weibchen, wirkt er auf die Männchen sexuell stimulierend. Zur erfolgreichen Kopula sind dann noch spezifische Verhaltensweisen sowohl der begattungswilligen Weibchen als auch der Männchen notwendig, wozu das Betrillern mit den Fühlern und das Darbieten des weiblichen Hinterleibs gehören.

Außer von Vertretern der Formicinen und der Myrmicinen kennt man Hinweise auf Sexuallockstoffe noch aus der Unterfamilie der Pseudomyrmecinen. JANZEN (1973) hat bei der obligatorischen Akazienameise *Pseudomyrmex venefica*, einer Art, die ausschließlich in den hohlen Dornen von Akazien lebt, den Verlauf der Kopula beobachtet. Die jungen Weibchen dieser Art klettern aus denselben Zweigen, aus denen einige Stunden zuvor die Männchen geschlüpft sind. Während nun die Männchen ihre Flügel entfalten und mit summendem Flug ihren Geburtsbaum verlassen, laufen die Weibchen nur wenige Zentimeter, ersteigen ein Blatt oder einen Dorn und verharren in einer Position, die an das »Locksterzeln« der von BUSCHINGER untersuchten Arten erinnert. Sie verharren auf ihrem Platz mit erhobenem Hinterleib und weit geöffneter Kloake. Männchen, die aus fremden Nestern kommend auf dem Baum landen und hier diesen Weibchen begegnen, werden sofort zum Kopulieren veranlaßt. Offenkundiges Locksterzeln wurde auch für Ponerinen beschrieben, wie für ungeflügelte Weibchen der in Australien lebenden Gattung *Rhytidoponera*, die den Vorfahren der Myrmicinen nahesteht (HASKINS und WHELDEN, 1965), für geflügelte Weibchen der in Nordamerika verbreiteten *Amblyopone pallipes* und für die südamerikanische *Dinoponera grandis* (HASKINS, nach pers. Mitt. von BUSCHINGER). Diese letzten Beispiele sind besonders bemerkenswert. Sie lassen nämlich auf die Möglichkeit schließen, daß das Locksterzeln ein uraltes Erbe der Ponerinen-Vorfahren darstellt (BUSCHINGER, pers. Mitt.).

## 5.5 Kommunikation beim Futteraustausch

Der Futteraustausch zwischen den Individuen einer Kolonie hat bei den Ameisen eine außerordentlich große Bedeutung. Durch den Futteraustausch wird die im

Kropf eingetragene flüssige Nahrung an die Mitglieder der Kolonie verteilt, die damit auf die eigene Nahrungssuche verzichten und sich ganztägig anderen Aufgaben im Nestinneren widmen können. Der Futteraustausch ist somit eine wichtige Voraussetzung für die Arbeitsteilung in Innen- und Außendiensttiere, die bei nahezu allen Ameisenarten mehr oder weniger stark ausgebildet ist. Hinzu kommt, daß beim Futteraustausch auch Drüsenprodukte weitergegeben werden können, die z.B. für die Kastendifferenzierung von Bedeutung sind.

Außer in flüssiger Form kann Nahrung auch in fester Form als sog. »trophische Eier« weitergegeben werden. Diese Eier sind nicht entwicklungsfähig und werden hauptsächlich an die Königinnen und die Larven, in seltenen Fällen auch an Arbeiterinnen verfüttert. Das gilt für Kolonien von *Iridomyrmex humilis* (TOROSSIAN, 1961), *Pogonomyrmex badius* (WILSON, 1971), *Dolichoderus quadripunctatus* (TOROSSIAN, 1959) und *Plagiolepis pygmaea* (PASSERA, 1965).

Bei *Myrmecia gulosa* (FREELAND, 1958) und bei *Dolichoderus quadripunctatus* (TOROSSIAN, 1959) gibt es besondere Bettelsignale um trophische Eier. Die Arbeiterin legt dabei ihre Mandibel auf die Mundwerkzeuge der angebettelten Nestgenossin und streicht ihr mit den Palpen über die Mandibelspitzen.

In den meisten Fällen erhalten die Larven entweder flüssige Nahrung, oder sie bekommen ganze Beutestücke vorgelegt. Bei Myrmeciinen, bei der urtümlichen Ponerine *Amblyopone* (HASKINS und HASKINS, 1951), aber auch bei *Myrmica* und *Aphaenogaster* (LE MASNE, 1953; BUSCHINGER, 1973a) werden die Larven an ganze Beutestücke oder große Teile von ihnen angesetzt (Abb. 5.12). Wir werden später noch sehen, daß diese Art der Fütterung von MALYSHEV als Hinweis auf baumbewohnende Vorfahren der Ameisen gedeutet wird.

Die Weitergabe flüssiger Nahrung (Trophallaxis) kommt bei fast allen Ameisenarten vor, mit Ausnahme lediglich der meisten Myrmeciinen, einiger Ponerinen wie z.B. *Amblyopone* und besonders spezialisierter Myrmicinen wie Ernte- oder Blattschneiderameisen. Als Anpassung an die Trophallaxis bekommt der Kropf der Ameisen eine neue Bedeutung. Er dient nun nicht nur als Nahrungs-



Abb. 5.12: *Aphaenogaster subterranea*-Arbeiterinnen, die Larven zu einem Beutetier tragen und sie dort ansetzen (Photo: A. BUSCHINGER).



speicher des einzelnen Tieres, sondern gemeinsam mit den Kröpfen aller anderen Nestgenossen als Vorratsspeicher der gesamten Kolonie (»sozialer Magen«).

Bei einigen Arten, die lange Trockenzeiten zu überstehen haben, gibt es besondere Speichertiere, die mehr Nahrung als andere Nestgenossen in ihrem Kropf ansammeln. Mit gefülltem Kropf ist der Hinterleib dieser »Repleten« (Abb. 5.13) z.T. dermaßen angeschwollen, daß die Tiere nicht mehr oder nur noch mit großer Mühe laufen können. Sie hängen dann, wie im Fall von *Myrmecocystus horti-deorum*, als lebende Honigtöpfe in den Nestkammern und werden bei Bedarf von den Nestgenossen angezapft. Bei *Myrmecocystus mexicanus* haben BURGETT und YOUNG (1974) genauer untersucht, in welcher Form die Nahrung gespeichert wird. Sie fanden in der gespeicherten Nahrung der Repleten sowohl Fette (Glycerol- und Cholesterolester) als auch Kohlehydrate (Glucose, Fructose und Maltose).

Bei älteren Königinnen verschiedener Arten liegt ein zweiter Kropf im Thorax der Tiere, der dort sehr wahrscheinlich den Raum einnimmt, den bei jungen Königinnen die Flugmuskeln innehaben. Welche Funktion dieser thorakale Kropf hat, ob er lediglich die Speicherkapazität des abdominalen Kropfes erhöht oder eine zusätzliche Funktion hat, ist bislang noch unbekannt (PETERSEN-BRAUN und BUSCHINGER, 1975).



Abb. 5.13: Speichertier (Replete) der Honigameise *Myrmecocystus melliger*, die mit gefülltem Kropf an der Decke des Nestes hängt und bei Bedarf ihre gespeicherte Nahrung an Nestgenossen abgibt (nach WHEELER, 1923, verändert)

Bei der Weitergabe des Kropfinhaltes wird die Nahrung zunächst hochgewürgt (Regurgitation) und dann auf das vorgestreckte Labium (Unterlippe) gebracht, von wo aus sie von der gefütterten Ameise aufgenommen werden kann (Abb. 5.14). Dieses Fütterverhalten kann sowohl von der Empfängerin wie von der Spenderin ausgelöst werden.

Bei *Formica (Raptiformica) sanguinea* z.B. geht die Initiative beim gegenseitigen Füttern viel häufiger von der Empfängerin als von der Spenderin aus (WALLIS, 1961; HÖLLDOBLER, 1973a). Ein Futteranbieteverhalten findet man dagegen bevorzugt bei solchen Arbeiterinnen, die mit gefülltem Kropf in das Nest zurückkehren. HÖLLDOBLER beschreibt dieses Verhalten (1973a) folgendermaßen: »Mit geöffneten Mandibeln und vorgeschobenem Labium laufen sie gezielt Nestgenossen an, wobei sie sich mit den Antennen tastend orientieren. Der Mund zu Mund-Kontakt oder eine leichte Berührung des Labiums genügen, um die Regurgitation beim Futterträger auszulösen. Findet die anbietende Ameise längere Zeit keinen Abnehmer, so regurgitiert sie oft auch ohne taktilen Auslöser einen Futtertropfen, den sie bisweilen noch einige Zeit zwischen den Mandibeln umherträgt, bis sie ihn schließlich am Boden oder an der Nestwand abstreift. Meistens wird der Honigtropfen aber vorher von einem Nestgenossen abgenommen, was dann zu einer längeren Fütterung führen kann.«

Das Verhalten der futterbettelnden Ameise, wie es sich bei der Analyse von normalen (24 B/s) und von hochfrequenten Filmaufnahmen (200–450 B/s) bei *Formica (Raptiformica) sanguinea* darstellt, beschreibt HÖLLDOBLER (1973a) folgendermaßen: »Die futterbettelnde Ameise betrillert zunächst mit den Antennen lebhaft eine Nestgenossin, die sich meist daraufhin der Bettlerin zuwendet. Stehen dann die Tiere Kopf an Kopf, so gibt die Bettlerin das »Initialsignal« zur Futterabgabe durch schnelle Schläge mit den Vorderbeinchen, gleichzeitig beta-



Abb. 5.14: Weitergabe flüssiger Nahrung (Trophallaxis) zwischen zwei Arbeiterinnen von *Formica sanguinea* (nach HÖLLDOBLER, 1973a, verändert)

stet sie von allen Seiten mit ihren Antennen den Kopf der Futterspenderin. Je intensiver das Bettelverhalten, desto stärker sind die Beinenschläge nach innen gerichtet und desto sicherer treffen sie vor allem die Mundpartie des angebettelten Tieres. Besonders die Filmaufnahmen, die von der Unterseite gemacht wurden, zeigen deutlich, daß die Schläge gegen das Labium der Spenderin gerichtet sind. Da das futterabgabewillige Tier die Mandibel weit spreizt und das Labium ausstülpt, treffen viele der Beinenschläge und lösen die Regurgitation aus. Bisweilen kann man die Pumpbewegungen der Gaster des Futterspenders sehen. Während des Futterflusses unterbleibt in der Regel der taktile Reiz mit den Vorderbeinchen, doch betriillert der Bettler weiterhin mit den Maxillen das Labium und betastet mit seinen Antennen den Kopf des Spenders, der seinerseits die Antennen weit abgespreizt hält. Erst wenn die Bereitschaft, Futter abzugeben, nachläßt, winkelt auch das Spendertier die Antennen stärker ab und hebt mehr und mehr die Vorderextremitäten an. Sofort werden die Beinenschläge des Bettlers wieder heftiger, so daß häufig eine zweite Regurgitationsphase ausgelöst werden kann. Schließlich hebt auch der Futterspender die Vorderbeinchen und beginnt sogar damit zu schlagen. Die Fütterung wird daraufhin meist abgebrochen, und die Tiere trennen sich.«

Die mechanischen Signale bettelnder Arbeiterinnen konnte HÖLLDOBLER (1973a) mit Erfolg bei verschiedenen *Myrmica*- und *Formica*-Arten imitieren. Reizte er Arbeiterinnen, die mit gefülltem Kropf ins Nest zurückkehrten, mechanisch an der Unterlippe, dann regurgitierten sie Kropfinhalt. Auch hungrige Larven betteln wahrscheinlich prinzipiell auf dieselbe Weise. Die *sanguinea*-Larven z.B. betteln durch Auf- und Abkrümmen und Hin- und Herpendeln des Vorderkörpers und durch Stöße gegen das Labium der Arbeiterinnen. Nach HEYDE (1924) und HÖLLDOBLER (1966) betteln frisch geschlüpfte Arbeiterinnen und Männchen noch nicht spontan um Futter. Sie bekommen von älteren Ameisen zunächst intensiv Futter angeboten und beginnen erst viel später damit, selber um Futter zu betteln.

Außer der oralen Trophallaxis gibt es z.B. bei *Zacryptocerus varians* eine abdominale Trophallaxis, bei der flüssige Nahrung aus dem Anus der Ameisen an Nestgenossen weitergegeben wird. Auch für diese Form der Trophallaxis fand man Bettel- und Anbietet signale. Beim Futterbetteln berührt die Arbeiterin mit ihren Mundwerkzeugen die Hinterleibspitze einer möglichen Spenderin und leckt intensiv daran. Beim Futteranbieten heben die Arbeiterinnen ihren Hinterleib an und exponieren ihre Analzone so weit wie möglich (WILSON, 1976).

## 5.6 Erkennen von Nestgenossen

Ameisen sind gewöhnlich in der Lage, die Mitglieder der eigenen Kolonie von denen anderer Kolonien zu unterscheiden. Das sieht man z.B. deutlich daran, daß koloniefremde Tiere meist heftig angegriffen und getötet werden. Eine Ausnahme davon bilden junge Arbeiterinnen, die frisch geschlüpft sind. Sie werden



im Gegensatz zu ihren älteren Geschwistern in fremden Nestern der eigenen und nahe verwandter Arten nicht angegriffen, wahrscheinlich deshalb nicht, weil diese jungen Arbeiterinnen eine Substanz produzieren, die die Aggressivität von Ameisen der eigenen oder auch nahe verwandter Arten hemmt, wie es JAISSON (1972) bei *Myrmica laevinodis* und *Formica polyctena* gefunden hat.

Das Phänomen der Unverträglichkeit von Individuen aus verschiedenen Kolonien wurde schon früh erkannt und bereits von FOREL (1874), BETHE (1898), FIELDE (1901, 1905), PIÉRON (1906), BRUN (1913) und anderen Forschern untersucht. Sie kamen zu dem Ergebnis, daß es offenbar der Geruch ist, an dem die Ameisen einander erkennen. Dabei weiß man bis heute noch nicht genau, welchen Ursprung dieser Duft hat und um welche Substanzen es sich im einzelnen handelt. Man spricht von dem ›Kolonieduft‹, ohne daß man schon viel Genaueres darüber sagen kann. In neuerer Zeit sind die Untersuchungen darüber hauptsächlich von LANGE (1958, 1960a,b), SOULIÉ (1960b) und von HANGARTNER et al. (1970) weitergeführt worden.

Nach den Ergebnissen von BRUN (1913) gibt es eine arteigene erbliche Komponente des Kolonieduftes und eine ›Lokalkomponente‹, die auch von anderen Autoren bestätigt wurde. Die Lokalkomponente wird offenbar sowohl von der Nahrung der Kolonie als auch von der Zusammensetzung des Nistmaterials beeinflusst, wie z.B. aus den Untersuchungen von LANGE hervorgeht. LANGE hat eine Laborkolonie der Waldameise *Formica polyctena* in verschiedene Gruppen aufgeteilt und diese Gruppen getrennt gehalten. In regelmäßigen Tests prüfte er dann, inwieweit sie sich noch als Mitglieder der ursprünglich einen Kolonie erkannten. Als Maß der Erkennung als Mitglieder der eigenen Kolonie diente LANGE der gegenseitige Nahrungsaustausch. Es zeigte sich schließlich, daß die Arbeiterinnen der verschiedenen Gruppen einander noch nach Monaten als Mitglieder der eigenen Kolonie erkannten, wenn sie unter gleichen Bedingungen gehalten worden waren. Wenn sie allerdings verschiedene Nahrung oder verschiedenes Nistmaterial erhalten hatten, dann war schon nach wenigen Tagen der gegenseitige Nahrungsaustausch eingeschränkt, und sehr bald herrschte Feindschaft zwischen den verschiedenen Gruppen. Das zeigt, daß offenbar auch Geruchsstoffe aus dem Nests substrat, der ›Nestgeruch‹, den Kolonieduft beeinflusst. Die Fähigkeit von Ameisen, diesen Nestgeruch wahrzunehmen, geht aus den Untersuchungen von SOULIÉ (1960b) an *Crematogaster* und von HANGARTNER et al. (1970) an *Pogonomyrmex badius* hervor. In Wahlversuchen fanden z.B. HANGARTNER und seine Mitarbeiter, daß die von ihnen untersuchte amerikanische Ernteameise *Pogonomyrmex* das Nestmaterial ihres eigenen Nestes gegenüber Substrat aus anderen Nestern und gegenüber anderem Substrat mit gleichen physikalischen Eigenschaften (Feuchtigkeit, Partikelgröße) eindeutig bevorzugt. Offensichtlich aber haben nicht alle Individuen einer Ameisenkolonie nur einen Einheitsgeruch, denn sonst wäre es nicht möglich, daß z.B. Feuerameisen-Arbeiterinnen ihre Königin geruchlich von ihren Mitarbeiterinnen unterscheiden können, wie JOUVENAZ et al. (1974) gezeigt haben. Die Königinnen dieser Arten (*Solenopsis invicta* und *S. geminata*) müssen noch eine besondere Duftnote besit-

zen, die sie gegenüber ihren Arbeiterinnen auszeichnet. Die Arbeiterinnen beider Arten werden nicht nur von ihren Weibchen angelockt, sondern auch von Filterpapierstückchen, die mit einem organischen Lösungsmittel (Hexan) getränkt waren, mit dem man die Königinnen zuvor abgewaschen hatte. Für *Solenopsis invicta* konnten JOUVENAZ und seine Mitarbeiter zeigen, daß Filterpapiere, die mit dem Extrakt der eigenen Königin behandelt wurden, attraktiver für die Arbeiterinnen waren als solche, die mit Extrakten artgleicher Königinnen aus fremden Kolonien getränkt waren.

Ähnliche Beobachtungen haben schon WATKINS und COLE (1966) an 6 verschiedenen Arten von südamerikanischen Wanderameisen gemacht, die sowohl von ihren Königinnen angelockt werden als auch von Filterpapierstückchen, die mit den Königinnen eine Zeitlang in Berührung waren. Auch bei diesen Arten – der Gattungen *Neivamyrmex* und *Labidus* – konnte man feststellen, daß ein Papierstück, das mit der eigenen Königin in Berührung war, für die Arbeiterinnen einer Kolonie attraktiver war als andere, die mit Duftstoffen artgleicher Königinnen aus fremden Kolonien beladen waren.

Aber nicht nur die Königin, auch die Brut einer Kolonie verfügt über attraktive Duftstoffe, an denen sie von den Arbeiterinnen im Dunkel der Nester erkannt wird. Man kann sich leicht davon überzeugen, wie attraktiv die Larven für die Arbeiterinnen sind, wenn man eine Ameisenkolonie aus dem Freiland in ein Kunstnest bringt. Die Arbeiterinnen sind dann vor allem damit beschäftigt, ihre verstreuten Larven, Puppen und Eier zusammenzusuchen und auf einem Haufen zu sammeln.

Bei den Knotenameisen *Myrmica rubra* und *M. scabrinodis* fand BRIAN (1975), daß die Larven an einem Pheromon erkannt werden, das die gesamte Oberfläche der Larven bedeckt. Die chemische Zusammensetzung dieses Pheromons ist noch nicht bekannt; man weiß bislang nur so viel, daß es nur sehr wenig flüchtig und weder in Hexan noch in Wasser, Methanol und 70%igem Äthanol löslich ist, daß es sich aber mit Aceton, Äther und Chloroform abwaschen läßt. Außerdem geht aus den bisherigen Untersuchungen hervor, daß dieses chemische Erkennungssignal für Larven nicht artspezifisch ist, jedenfalls nicht zwischen *Myrmica rubra* und *M. scabrinodis*. Die Larven der jeweiligen anderen Art werden von den Arbeiterinnen wie eigene Brut behandelt und gepflegt. Die Puppen und möglicherweise auch die Eier werden von den *Myrmica*-Arbeiterinnen an anderen chemischen Signalen erkannt, während die verschiedenen Entwicklungsstadien der Larven wahrscheinlich an der Anzahl ihrer Borsten unterschieden werden.

Chemische Erkennungssignale für Larven wurden auch bei anderen Ameisenarten nachgewiesen, und zwar bei den Feuerameisen *Solenopsis saevissima* und *S. invicta* (GLANCEY et al. 1970; WALSH und TSCHINKEL, 1974) und bei der Blattschneiderameise *Atta cephalotes* (ROBINSON und CHERRETT, 1974). Auch bei den Feuerameisen werden Larven und Puppen an chemischen Merkmalen von ihren Arbeiterinnen erkannt, und auch hier sind die Pheromone über die gesamte Oberfläche der Brut verbreitet. Im Unterschied aber zu *Myrmica* ist das Phero-

mon der Larven von *Solenopsis* in Hexan und in Methanol löslich; außerdem spielen bei den Feuerameisen mechanische Signale zur Unterscheidung von verschiedenen Larvenstadien keine oder nur eine sehr geringe Rolle. Auch die Brut der Blattschneiderameise *Atta cephalotes* wird an chemischen Signalen erkannt. Tötet man Puppen dieser Art durch Kälte, dann verlieren sie – im Gegensatz zu den Larven – nichts von ihrer Attraktivität für die Arbeiterinnen, wohl aber dann, wenn man sie mit Hexan abwäscht.

Die chemischen Signale der Brut werden von den Arbeiterinnen nicht von »Geburt« an erkannt, sondern während einer sensiblen Phase, kurz nach dem Schlüpfen wahrscheinlich irreversibel erlernt. Ein solcher Lernvorgang wird als **Prägung** bezeichnet und ist von JAISSON (1975) für mehrere Ameisenarten nachgewiesen worden. JAISSON hat junge Arbeiterinnen von *Formica polyctena* am Tage ihres Schlüpfens von der Mutterkolonie getrennt und in Gruppen zu 250–300 Individuen zusammengefaßt. Diesen Arbeiterinnen gab er Puppen verschiedener Arten in Pflege, solche von *Formica sanguinea*, *F. nigricans*, *Camponotus vagus* und *Lasius niger* und konnte beobachten, daß sie von den jungen Arbeiterinnen bereitwillig gepflegt wurden. Diese Arbeiterinnen, die während der ersten 15 Tage nach dem Schlüpfen Puppen anderer Arten gepflegt hatten, nahmen in Zukunft nur noch Puppen dieser Arten in Pflege, während die Puppen anderer Arten, einschließlich ihrer eigenen Art, wie Nahrung behandelt und gefressen wurden. Gruppen frisch geschlüpfter Arbeiterinnen, die überhaupt keine Brut bekamen, waren später überhaupt unfähig, die ihnen übergebenen Puppen zu pflegen.

An chemischen Signalen werden bei Ameisen nicht nur lebende, sondern auch tote Nestgenossen erkannt. Aufgrund dieser Signale werden die Leichen von den Arbeiterinnen aufgesammelt und aus dem Nest transportiert, was als »nekrophorisches Verhalten« bezeichnet wird. Die chemischen Auslöser für nekrophorisches Verhalten wurden bei der amerikanischen Ernteameise *Pogonomyrmex badius* (WILSON et al., 1958), bei der Feuerameise *Solenopsis saevissima* und *S. invicta* (BLUM, 1970; HOWARD und TSCHINKEL, 1976) und bei der australischen *Myrmecia vindex* (HASKINS und HASKINS, 1974) nachgewiesen. Daß es sich bei diesen Auslösern tatsächlich um chemische Signale handelt, geht aus verschiedenen Versuchen hervor. HOWARD und TSCHINKEL haben »wirksame« Leichen mit Lösungsmitteln behandelt und dann beobachtet, daß sie ihren Auslöser für nekrophorisches Verhalten verloren haben. WILSON und seine Mitarbeiter haben Filterpapierstücke mit Extrakten aus toten *Pogonomyrmex*-Arbeiterinnen getränkt und dann gefunden, daß diese Filterpapierstücke wie tote Nestgenossen behandelt und auf den »Friedhof« geschafft wurden. Die Extrakte toter Feuerameisen wurden von BLUM analysiert; er fand darin Myristol-, Palmitol-, Öl-, Linolsäure und weitere Fettsäuren, die auch getrennt voneinander das nekrophorische Verhalten auslösen. Diese Substanzen sind nun Abbauprodukte von Triglyceriden, die durch bakteriellen Abbau entstehen. Und solche Bakterien, die in der Lage sind, Triglyceride zu hydrolysieren, wurden von BLUM in großer Menge in Ameisenleichen nachgewiesen. Gegen diese Hypothese, daß die durch bakteriellen Abbau entstehenden Stoffe das nekrophorische Verhalten auslösen, spre-



chen aber die Versuche von HOWARD und TSCHINKEL, nach denen die Auslöser den ganz frisch getöteten Feuerameisen fehlen, dann aber sehr schnell auftreten und schon nach einer Stunde ihren Höhepunkt erreichen. Dabei ist es gleichgültig, ob die Tiere durch Hitze oder durch Kälte abgetötet wurden, was darauf hinweist, daß diese Signale nicht durch enzymatische Prozesse erzeugt werden. Sie werden von den Arbeiterinnen nicht geruchlich wahrgenommen, sondern nur durch unmittelbaren Kontakt. HOWARD und TSCHINKEL schließen aus ihren Versuchen, daß die nekrophorischen Auslöser zu Lebzeiten der Ameisen durch andere Pheromone überdeckt werden, die nach dem Tode abgebaut werden, und zwar schneller als die chemischen Auslöser für nekrophorisches Verhalten. Diese chemischen Auslöser sind bei verschiedenen Ameisenarten nicht identisch. Das geht aus den Versuchen an *Pogonomyrmex badius* (WILSON et al. 1958) und an *Myrmecia vindex* (HASKINS und HASKINS, 1974) hervor. Danach ist Triaethanolamin für *Myrmecia vindex* der wirksamste Auslöser für nekrophorisches Verhalten, während es bei *Pogonomyrmex badius* völlig wirkungslos ist.

Bei einer auf Ceylon lebenden Wanzenart (*Acanthaspis concinnula*) haben MÜHLENBERG und MASCHWITZ (1976) beobachtet, daß sie sich die Ameisen auf ihren Rücken läßt, die sie erbeutet und ausgesaugt hat. Sie werden dort an Borsten und Haaren gehalten und mit zusätzlichen Spinnfäden befestigt. Die Bedeutung dieses recht merkwürdig anmutenden Verhaltens könnte für die Wanzen nicht nur in einem Schutz gegenüber Freßfeinden beruhen, wie es z.B. für Cassididenlarven nachgewiesen wurde (EISNER et al., 1967), sondern könnte den Tieren auch Vorteile beim Erbeuten von Ameisen verschaffen, indem die Ameisenleichen den Duft der Räuber überdecken. Es könnte auch sein, daß die Räuber das nekrophorische Verhalten der Ameisen ausnutzen und dadurch leichter an ihre Beute herankommen (MÜHLENBERG und MASCHWITZ, 1976).

## 6 Kastendifferenzierung

### 6.1 Die verschiedenen Kasten der Ameisen

Einer der entscheidenden Schritte in der Entwicklung der sozialen Insekten war die Ausbildung einer besonderen Arbeiterkaste, die sowohl bei den Bienen und Wespen als auch bei den Ameisen nur im weiblichen Geschlecht entwickelt wurde, nicht aber bei den Männchen. Es lassen sich zwar bei einigen Ameisenarten aus der Unterfamilie der Ponerinen, wie z.B. bei *Ponera eduardi* (Abb. 6.1), verschiedene Männchenformen unterscheiden (geflügelte und ungeflügelte), doch reicht das nicht aus, um hier von verschiedenen Kasten zu sprechen. Mit dem unterschiedlichen Äußeren dieser Männchen ist kein Unterschied in der Funktion für die Kolonie verbunden. Außerdem konnte nie beobachtet werden, daß geflügelte und ungeflügelte Männchen in derselben Kolonie vorkommen (LE MASNE, 1956a).

Die Männchen halten sich unterschiedlich lange in der Kolonie auf. Bei der Waldameise *Formica polycтена* verlassen sie schon wenige Tage nach dem Schlüpfen das Nest, während sie bei den Roßameisen (*Camponotus herculeanus* und *Camponotus ligniperda*) als ausgewachsene Tiere noch überwintern und erst

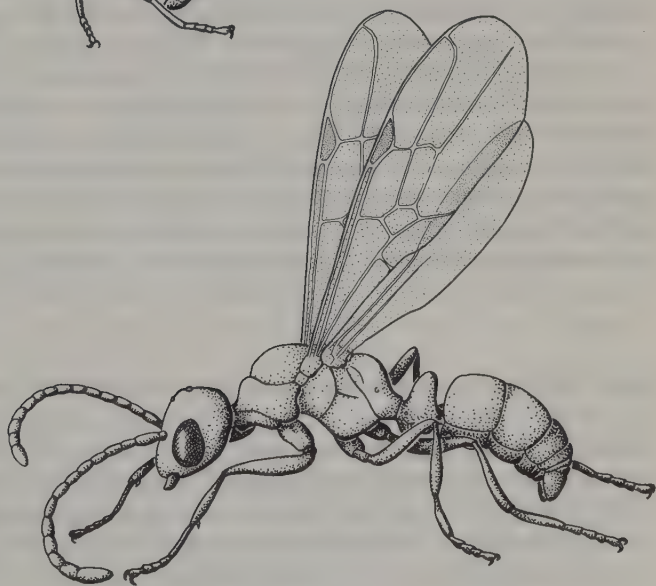


Abb. 6.1: Zwei verschiedene Männchenformen (geflügeltes und ungeflügeltes Männchen) von *Ponera eduardi* (nach LE MASNE, 1956a, verändert)

im folgenden Jahr zum Hochzeitsflug starten. Während der Zeit ihres Aufenthaltes in der Kolonie werden die Männchen von den Arbeiterinnen gefüttert und gepflegt. Dabei blockieren sie allerdings nicht, wie man früher annahm (vgl. ESCHERICH, 1917; GOETSCH, 1940), den sozialen Futterfluß. Sie geben vielmehr einen Teil der erhaltenen Nahrung an andere Nestgenossen weiter, füttern allerdings keine Larven (GÖSSWALD und KLOFT, 1960a; HÖLLDOBLER, 1966).

Im weiblichen Geschlecht gibt es außer den Kasten der Königinnen und Arbeiterinnen bei einigen Arten noch verschiedene Unterkasten, wie die schon genannten Repleten der Honigameisen, die Soldaten bzw. die major-Arbeiterinnen und die minima-Arbeiterinnen. WILSON (1971) führt dagegen nicht nur auch die Männchen als eigene Kaste auf, sondern unterscheidet darüber hinaus auch noch die ergatoiden (flügellosen, arbeiterinnenähnlichen) Männchen, die Königinnen, die Arbeiterinnen, die Soldaten, die Ergatogynen (Zwischenformen zwischen Arbeiterinnen und Königinnen) und die Cichthadiiformen Ergatogynen (besondere Form flügelloser Weibchen der Dorylinen) als eigene Kasten.

## 6.2 Polyethismus

Ameisen übernehmen – entsprechend ihrer Kaste – verschiedene Aufgaben in der Kolonie. Vergleicht man diese kastenspezifischen Aufgaben, dann fällt auf, daß die Lasten recht ungleich verteilt sind. Die Königinnen begnügen sich – abgesehen höchstens von der Zeit der Koloniegründung – mit der Fortpflanzung und überlassen alle übrigen Arbeiten den Arbeiterinnen. Das Aufgabengebiet der Arbeiterinnen umfaßt daher den gesamten Bereich der Brutpflege, des Nestbaus, der Nahrungsbeschaffung und der Verteidigung.

Angesichts dieser Vielzahl an Arbeiten wird man sich fragen, ob alle Arbeiterinnen alle Arbeiten ausführen oder ob die einzelnen Arbeiterinnen aufgrund besonderer körperlicher oder verhaltensphysiologischer Merkmale bestimmte Arbeiten bevorzugen. Eine solche Vorliebe der Arbeiterinnen für bestimmte Tätigkeiten wurde von WEIR (1958a,b) als **Polyethismus** bezeichnet. Bevor wir aber auf die Frage des Polyethismus bei Ameisen genauer eingehen, sollen zunächst die verschiedenen Arbeiten genauer gekennzeichnet werden.

### 6.2.1 Die verschiedenen Tätigkeiten der Arbeiterinnen

Die Arbeiten der Ameisenarbeiterinnen werden grob in die Tätigkeiten des Innen- und des Außendienstes aufgeteilt. Im Innendienst lassen sich nach OTTO (1958) bei der Waldameise *Formica polyctena* hauptsächlich folgende Tätigkeiten unterscheiden: 1. Pflege von Eiern und Larven, 2. Pflege von Puppenkokons, 3. Pflege der Königinnen, 4. Pflege von Arbeiterinnen, 5. Verwertung der Beute



im Nest, 6. Umherlaufen ohne Tätigkeit oder Ruhe, 7. Aufenthalt im Röhrensystem und am Nestaussgang (Wächter?).

Zur Pflege der Eier und Larven gehört zunächst das Säubern der Nachkommen und das Belecken mit der Zunge. Als weitere Pflegeleistung werden die Eier und Larven von den Arbeiterinnen im Nest dorthin transportiert, wo sie sich besonders gut entwickeln können. Dieser Transport wird dadurch erleichtert, daß sowohl Eier als auch Larven in Klumpen zusammenhaften. Der Zusammenhalt wird bei den Eiern durch eine Klebschicht auf den Eihäuten erreicht, bei den Larven durch hakenförmige Borsten, mit denen sie bedeckt sind. Schließlich gehört zur Pflege auch die Ernährung der Larven. Bei den Waldameisen geschieht das durch flüssige Nahrung, die von den Arbeiterinnen aus dem Kropf hervorgewürgt und vor die Mundöffnung der Larven gehalten wird, oder indem die Larven auf Insektenfleisch gesetzt werden, das zuvor beleckt und eingespeichelt wurde.

Auch die Puppenkokons werden von den Waldameisenarbeiterinnen gesäubert und umgelagert. Außerdem ist es die Aufgabe der Puppenpfleger, den Larven beim Einspinnen in den Puppenkokon und den schlüpfenden Jungtieren beim Verlassen des Kokons behilflich zu sein. Für viele Ameisenarten, deren Larven sich zum Verpuppen in eine Puppenhülle einspinnen, ist diese Hilfe notwendig. Sie werden zum Einspinnen mit Erdpartikeln bedeckt, an die sie ihre Spinnfäden anheften können, und werden nach dem Verpuppen aus dem Kokon von den Arbeiterinnen befreit. Die fertigen Jungtiere, deren Cuticula noch nicht ausgehärtet ist, schaffen es meist nicht, den Kokon aus eigener Kraft zu durchnagen, und besitzen auch keine chemischen Mittel, wie viele andere Insekten, mit denen sie den Kokon auflösen können. Sie müssen daher aus dem Kokon befreit werden. Das gilt aber nicht für alle Arten. Junge Ponerinen aus der Gattung *Amblyopone* können sich selbständig befreien und ihren Kokon selbständig durchnagen (WHEELER, 1933). Der Spinnfaden der Waldameisen besteht aus Proteinen (BRANDER, 1959; SCHMIDT und GÜRSCH, 1971), die aus den Labialdrüsen als Dreifachfaden abgegeben werden (SCHMIDT und GÜRSCH, 1970).

Die Pflege der Königinnen umfaßt außer dem Belecken und Füttern die Hilfe bei der Eiablage. Beim Eierlegen streckt die Waldameisenkönigin ihren Körper weit vom Boden ab, während ihre Hinterleibsspitze von einer Arbeiterin mit den Fühlern betastet wird. Das austretende Ei wird dann von der Arbeiterin ergriffen, beleckt und zum Eilager getragen. Nach den Beobachtungen von OTTO ist es keine feste Gruppe von Arbeiterinnen, die sich der Betreuung und der Pflege der Königinnen ausschließlich widmet. Es gibt also keinen besonderen »Hofstaat«, wie gelegentlich angenommen wurde.

Auch die Arbeiterinnen werden von ihresgleichen geputzt und gefüttert, und das sehr häufig und ausgiebig. Den größeren Teil ihres Körpers säubern die Ameisen selber, indem sie etwa die Fühler durch einen Putzkamm der Vorderbeine ziehen oder andere Körperteile mit den Mundwerkzeugen bearbeiten. Das gegenseitige Säubern erfolgt bei Ameisen mit der Zunge oder mit den Mandibeln.

Von besonderer Bedeutung ist die Futterweitergabe zwischen den Mitgliedern einer Kolonie. Dabei wird die Nahrung offenbar nicht gleichmäßig an alle Kolo-

niemitglieder verteilt, wie schon die Versuche von GOETSCH (1940) zeigen, der einer Gruppe von *Lasius flavus*-Arbeiterinnen zwei Tiere der eigenen Kolonie zugesellte, von denen eines mit blau angefärbter Zuckerlösung, das andere mit ungefärbter, aber vergifteter Nahrung gefüttert worden war. Die Cuticula dieser blassen Ameisen ist so weit durchsichtig, daß man den gefärbten Kropfinhalt im lebenden Tier erkennen kann. Die hinzugesetzten Arbeiterinnen teilten nun an die übrigen Tiere der Gruppe von dem mit, was sie selber getrunken hatten, und an der blauen Farbe des Kropfinhaltes bzw. am Tod der Arbeiterinnen ließ sich erkennen, auf welche der beiden Spender die erhaltene Nahrung zurückging. GOETSCH fand bei diesem Versuch, daß die vergifteten Tiere niemals blauen Kropfinhalt hatten. Die Arbeiterinnen erhielten also entweder von dem einen oder vom anderen Spender ihre Nahrung, niemals aber von beiden.

Wesentlich genauer als durch gefärbte bzw. vergiftete Nahrung ließ sich die Futterverteilung durch radioaktiv markierte Nahrung untersuchen (EISNER und WILSON, 1958; GÖSSWALD und KLOFT, 1956, 1958, 1960a,b, 1963; KNEITZ, 1963; LANGE, 1967; SCHNEIDER, 1966, 1972; STUMPER, 1961). Bei *Formica fusca* und *Formica pallidefulva* fand man, daß die von einer Arbeiterin eingetragene Nahrung nach etwa 30 Stunden in einem Volk von 100 Arbeiterinnen verteilt ist (WILSON und EISNER, 1957). Mit ähnlicher Geschwindigkeit wird die Zuckerlösung auch bei anderen Formicinen verteilt, wobei die Jahreszeit, die Temperatur, die Gruppengröße, der Sättigungszustand und das Nahrungsangebot eine wichtige Rolle spielen (GÖSSWALD und KLOFT, 1960a, b; KNEITZ, 1963). Auch bei der einzigen paläarktischen Ameise mit Repleten, bei *Proformica nasuta*, wird der Nahrungsstrom offenbar temperaturabhängig gesteuert. Bei 20°C fließt die Nahrung vorwiegend zu den Speichertieren (Repleten), bei 30°C dagegen in umgekehrter Richtung, von den Repleten zurück zu den übrigen Arbeiterinnen. Einen solchen Futterfluß fand man auch unter natürlichen Bedingungen bei dieser Art. In den kühleren Jahreszeiten und bei reichlichem Futterangebot findet vorwiegend das Auffüllen der Repleten statt, während in den heißen Dürreperioden die Rückfütterung der Arbeiterinnen durch die Repleten dominiert (STUMPER, 1961).

Nach den Tracerversuchen von LANGE (1967) an Labortieren von *Formica polyctena* wird die Wahl der Empfängertiere wesentlich durch die Art der Nahrung bestimmt. Kohlehydratreiche Nahrung, also im wesentlichen Nahrung, die durch Blattlausbesuche gewonnen wurde, geht bevorzugt an Außendienstarbeiterinnen, während hochwertige eiweißreiche Nahrung bevorzugt an die Innendiensttiere abgegeben wird und damit den Königinnen und der Brut zugute kommt. Tatsächlich aber sind, wie aus den Untersuchungen von HORSTMANN (1974a) hervorgeht, eiweißreiche und kohlehydratreiche Nahrung im Kropf der Waldameisen weitgehend gemischt, und damit bleibt die Bedeutung der unterschiedlichen Nahrungsweitergabe durch Außendienstarbeiterinnen, die LANGE gefunden hat, ungeklärt.

Gegen eine gleichmäßige Verteilung der eingetragenen Nahrung an alle Kolonienmitglieder sprechen auch die Versuche von SCHNEIDER (1972). Danach gibt

es in kleineren Gruppen von Waldameisen (*Formica polyctena*), selbst in solchen, die nur aus Außendiensttieren bestehen, regelmäßig Individuen, die nur Futter aufnehmen, es aber nicht weitergeben, selbst dann nicht, wenn sie angebettelt werden. Andere Arbeiterinnen derselben Gruppe, die selber weitaus weniger Futter erhalten haben, füttern dagegen willig weiter. So kommt es vor, daß von der eingetragenen Nahrung einzelne Arbeiterinnen über 500mal so viel Futter erhalten wie andere. Dabei spielt die unterschiedliche Körpergröße der beteiligten Tiere offenbar keine Rolle.

Als weitere Tätigkeit im Innendienst unterscheidet OTTO bei *Formica polyctena* das Verwerten der Beute im Nest. Dabei wird die Beute, die von Außendiensttieren in das Nest eingebracht wird, von Innendiensttieren so aufgearbeitet, daß sie dem Volk als Nahrung dient. Die Beute wird in kleine Stücke zerlegt, und die eßbaren Anteile werden in der Kolonie verteilt. Bei Waldameisen geschieht das bisweilen auch mit toten Nestgenossen.

Es klingt zunächst seltsam, daß ›Umherlaufen ohne Tätigkeit oder Ruhe‹ als Arbeit aufgezählt wird. Tatsächlich aber hält sich normalerweise über ein Drittel aller Arbeiterinnen einer Waldameisenkolonie beschäftigungslos im Nest auf (OTTO, 1958). Diese Untätigkeit reicht von kurzen Ruhepausen bis zum vorherrschenden Verhaltensmerkmal dieser Arbeiterinnen. Sie scheinen sich auf ›Nichtstun‹ spezialisiert zu haben. OTTO hat beobachtet, daß die Gaster dieser vorwiegend nichtarbeitenden Arbeiterinnen besonders stark angeschwollen sind, was entweder auf einen stark gefüllten Kropf oder auf einen stark ausgebildeten Fettkörper schließen läßt. Es ist daher möglich, daß wenigstens ein Teil der untätigen Arbeiterinnen als lebende Reservebehälter für den Nahrungshaushalt fungiert.

Der Übergang vom Innen- zum Außendienst geschieht bei Waldameisen nicht unvermittelt, sondern erst nach einer mehr oder weniger langen Übergangszeit. In dieser Zeit entfernen sich die Tiere immer weiter von den Zellen, in denen sich Königinnen und Brut befinden, und nähern sich dem Nestausgang. Es hat den Anschein, als müßten die jungen Arbeiterinnen zunächst eine Scheu überwinden, das Nest zu verlassen (DOBRZANSKA, 1959). Und so sind die ersten Ausflüge der jungen Arbeiterinnen nur von kurzer Dauer. Sie kehren sehr bald wieder zurück und halten sich dann bevorzugt an den Nesteingängen auf, wo sie andere heimkehrende Außendiensttiere mit vorgestreckten Fühlern begrüßen. Es ist möglich, daß diese Arbeiterinnen in der Übergangsperiode zwischen Innen- und Außendienst Wächterdienste verrichten, was auch den Verhältnissen bei der Honigbiene entsprechen würde.

Mit dem Übergang der Waldameisenarbeiterinnen vom Innen- zum Außendienst sind auffallende Unterschiede im Entwicklungszustand der Ovarien gekoppelt, auf die schon WEYER (1927, 1928) hingewiesen hat und die von OTTO (1958) genauer untersucht wurden. Die Ovarien der Waldameisenarbeiterinnen gleichen in ihren wesentlichen Merkmalen denen der Königinnen. Sie bestehen aus einer linken und einer rechten Gruppe von Eischläuchen (Ovariolen), die jeweils in einen kurzen Eileiter (Ovidukt) münden. Linker und rechter Eileiter



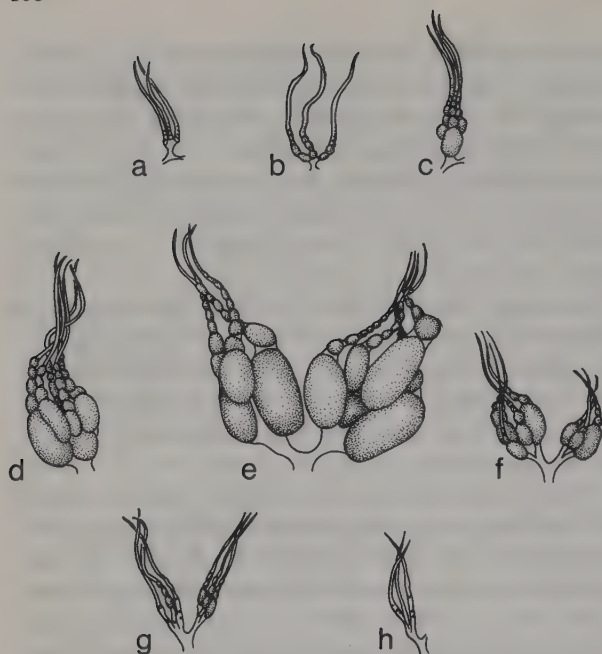


Abb. 6.2: Verschiedene Entwicklungs- und Degenerationsstadien der Ovarien von Waldameisen-Arbeiterinnen. a: Eischläuche einer frisch geschlüpften Arbeiterin; b–e: Entwicklungsstadien bis hin zur vollen Entwicklung der Eier (e); f–h: Degenerationsstadien (nach OTTO, 1958)

münden in einem gemeinsamen Ausführgang an der Hinterleibsspitze nach außen (Abb. 6.2). In den Eischläuchen reifen die Eier, von Nährzellen umgeben, heran und nehmen in ihrem Reifegrad zum Eileiter hin zu. Während bei Königinnen zwischen 66 und 83 Eischläuche in jeder Ovariolengruppe gezählt wurden, liegen bei den Arbeiterinnen auf jeder Seite nur 2–5 Eischläuche (OTTO, 1958).

Bei den frisch geschlüpften Arbeiterinnen sind die Eischläuche noch sehr dünn und unentwickelt. Mit zunehmendem Alter der Arbeiterinnen entwickeln sich auch die Ovariolen; es lassen sich schließlich Nährkammern von Eiern unterscheiden, die besonders in der Nähe des Eileiters außerordentlich stark heranwachsen (Abb. 6.2). Einige Eier übertreffen in ihrer Größe sogar die der jungen Königinnen, werden aber in aller Regel nicht gelegt. Sie werden vom Körper wieder resorbiert und schrumpfen – abhängig auch von der Jahreszeit (HOHORST, 1972) – bis auf Reste zusammen (Abb. 6.2).

Vergleicht man den Ovarienzustand von Innen- und Außendienstarbeiterinnen, dann sieht man, daß die Ovarien der Außendiensttiere wesentlich stärker degeneriert sind als die der Innendiensttiere (WEYER, 1927, 1928; OTTO, 1958; HOHORST, 1972). Es könnte sein, daß die Ovariendegeneration den Übergang der Arbeiterinnen vom Innen- zum Außendienst bewirkt; bewiesen ist das allerdings bis heute nicht. Aus der Tatsache aber, daß bei den Waldameisenarbeiterinnen, die das Nest von Abfällen reinigen, und bei denen, die den Nestbau besorgen, die Ovarien degeneriert sind, schließt OTTO, daß sie zu den Außendiensttieren gehören.

Die typischen Arbeiten im Außendienst der Waldameisen sind Blattlausbe-

such, Beuteeintragen, Tragen von Nestmitgliedern und Eintragen von Nistmaterial. Nach den Beobachtungen einiger Autoren ist im Zusammenhang mit dem Blattlausbesuch eine weitere Arbeitsteilung möglich. So hat ADLERZ (1886) bei Waldameisen beobachtet, daß »Blattlausmelker« die gewonnene Nahrung an andere, meist größere Arbeiterinnen weitergaben, die ihrerseits die Nahrung ins Nest transportierten; er schließt daraus auf eine Arbeitsteilung zwischen »Melkern« und »Transporteuren«. Entsprechende Beobachtungen wurden von KING und WALTERS (1950) bei der nordamerikanischen Waldameise *Formica rufa melanotica* EMERY (= *Formica obscuripes* FOREL) gemacht. EIDMANN (1927, 1929a) fand bei der Wegameise *Lasius niger* eine besondere Gruppe von Arbeiterinnen, die im Frühjahr den Tag über bei den Blattläusen blieben, dort aber nicht beim Melken zu beobachten waren. Am Abend kehrten sie in das Nest zurück und liefen am nächsten Morgen wieder zur selben Blattlausgruppe. EIDMANN hat an acht Beobachtungstagen die Ortstreue dieser Tiere, die er mit Farbflecken markiert hatte, kontrolliert. Aus der Beobachtung dieser Blattlausbesucher, die selber keine Blattläuse melken, schließt er auf eine besondere Wächterfunktion. Im Sommer, wenn die Blattlausherden größer und die Nächte wärmer werden, tragen die *niger*-Arbeiterinnen hauptsächlich nach Eintritt der Dunkelheit Blattlaushonig ein. Die Ameisen meiden dann das helle Tageslicht. Trotzdem konnte EIDMANN auch im hellen Sonnenschein bei der Blattlausherde Wächter beobachten, die HERZIG (1938) bei seinen Untersuchungen allerdings nicht bestätigen konnte. Auch für Waldameisen sind Wächter von Blattlauskolonien beschrieben worden (ELTON, 1932; HÖLLDOBLER, 1944; WELLENSTEIN, 1957), die OTTO bei seinen Beobachtungen allerdings nicht nachweisen konnte. Auch die Gruppe der Transporttiere für Blattlaushonig (ADLERZ, 1886) konnte OTTO durch seine Markierungsversuche nicht bestätigen. Insgesamt fehlen also bislang unwidersprochene und eindeutige Beweise dafür, daß es berechtigt ist, die Tätigkeit des Blattlausbesuchs in mehrere Unterarbeiten zu unterteilen.

Ähnliches gilt für die Insektenjagd. OTTO fand, daß Beute jagende Waldameisen kleiner sind als andere Arbeiterinnen, von denen die überwältigte Beute ins Nest transportiert wird. Er schloß daraus auf eine mögliche Arbeitsteilung in Jäger und Beutetransportiere. BÜTTNER (1974a,b) und HORSTMANN (1973a) fanden dagegen, daß Kämpfer und Transporteure in aller Regel identisch sind.

Nach diesem Überblick über die verschiedenen Tätigkeiten von Arbeiterinnen interessiert nun die Frage, welche Faktoren die Vorliebe der Arbeiterinnen für ihre Arbeiten bestimmen.

Bei der Honigbiene weiß man, daß das Alter und wahrscheinlich der zunehmende Einfluß des Juvenilhormons aus den Corpora allata der jungen Arbeiterinnen für die Tätigkeit der Tiere verantwortlich ist (RUTZ et al., 1976). Die jungen Bienen übernehmen in Übereinstimmung mit ihrer weiteren Entwicklung der Reihe nach alle Arbeiten, die den Arbeiterinnen zukommen. Sie beginnen mit dem Putzen der leeren Zellen, werden dann, wenn sich ihre Futtersaftdrüsen entwickelt haben, Ammenbienen und füttern die jungen Larven. Die Futtersaftdrüsen bilden sich später zurück, während die Wachsdrüsen aktiv werden und die

Arbeiterinnen zu Baubienen machen, die den Wabenbau besorgen. Nachdem sich auch die Wachsdrüsen zurückgebildet haben, werden die Bienenarbeiterinnen Wächterinnen und tun ihren Dienst am Stockeingang. Von hier aus unternehmen sie später ihre ersten Orientierungsflüge in die Umgebung des Stocks, die sie immer weiter ausdehnen, bis sie schließlich als Flugbienen Pollen und Nektar eintragen.

Bei den Ameisen sind es mehrere Faktoren, die die Tätigkeit der Arbeiterinnen beeinflussen. Wir werden diese Faktoren getrennt besprechen und zunächst den Einfluß des Alters, dann den Einfluß des Polymorphismus, also den Einfluß unterschiedlicher körperlicher Merkmale auf den Polyethismus betrachten.

### 6.2.2 Alterpolyethismus

Was den Einfluß des Alters auf den Polyethismus betrifft, so weiß man bei Ameisen, daß frisch geschlüpfte Arbeiterinnen im allgemeinen zunächst im Innen- und erst später im Außendienst beschäftigt sind. Der Wechsel vom Innen- zum Außendienst liegt allerdings zeitlich sehr verschieden, und das nicht nur bei verschiedenen Ameisenarten, sondern auch bei verschiedenen Arbeiterinnen derselben Kolonie. Untersucht wurde der altersabhängige Polyethismus bisher bei *Manica rubida* (EHRHARDT, 1931), *Myrmica scabrinodis* (WEIR, 1958a,b), *Messor* (GOETSCH, 1930), *Formica polycтена* (OTTO, 1958) und *Formica sanguinea* (DOBRZANSKA, 1959).

Bei *Formica polycтена* erfolgt der Übergang vom Innen- zum Außendienst in der Regel nicht vor dem 40. Tag nach dem Schlüpfen. Arbeiterinnen, die zu Beginn der Brutperiode (Anfang Juni) geschlüpf sind, können also noch im selben Jahr in den Außendienst gehen. Nach OTTO (1958) gibt es aber auch Tiere, die schon früher oder sehr viel später zu Außendiensttieren werden; einige Arbeiterinnen bleiben sogar ihr Leben lang im Innendienst. Das zeigt, daß der Übergang vom Innen- zum Außendienst und damit auch die Entwicklung und Degenerierung der Ovarien bei den Waldameisenarbeiterinnen zeitlich nicht festgelegt ist. Sie ist abhängig von Außenfaktoren wie der Ernährung der Tiere und von der Anwesenheit von Außendiensttieren. Isoliert man nämlich frisch geschlüpfte Arbeiterinnen von der übrigen Kolonie, dann bleiben die Ovarien unentwickelt; das gleiche kann man bei solchen Arbeiterinnen beobachten, die keine Eiweißkost erhielten. Bei anderen *Formica*-Arten, wie *Formica (Serviformica) rufibarbis* ließ sich allerdings der Einfluß von Alttieren und von Fleischnahrung auf die Ovarienentwicklung nicht bestätigen (HOHORST, 1972).

Im Innendienst können sich Arbeiterinnen schon sehr früh an sozialen Arbeiten beteiligen. Am 3. Tag können sie Gefährten und Puppenkokons säubern, mit 4 Tagen sind sie in der Lage, zu füttern und Eier, Larven, Puppen und Königinnen zu pflegen. Das besagt aber noch nicht, daß die Arbeiterinnen das auch wirklich tun. In welchem Alter diese Tätigkeiten tatsächlich ausgeführt werden oder ob überhaupt, ist individuell sehr verschieden. Auch läßt sich bei Waldameisen, an-



ders als bei Bienen, eine Beschäftigung im Innendienst nicht mit dem Entwicklungszustand bestimmter Drüsen korrelieren.

Zu ähnlichen Ergebnissen kam DOBRZANSKA (1959) bei der sklavenhaltenden Raubameise *Formica (Raptiformica) sanguinea*. Hier gehen die jungen Arbeiterinnen allerdings schon nach wenigen Tagen bis etwa 3 Wochen in den Außendienst, einige aber auch schon am 1. oder 2. Tag nach dem Schlüpfen, und wieder andere bleiben ihr Leben lang im Innendienst.

Auch bei den Myrmicinen fanden EHRHARDT (1931) und GOETSCH (1930), daß die frisch geschlüpften Arbeiterinnen zunächst im Nest bleiben. Bei *Myrmica ruginodis* unterscheidet WEIR (1958a,b) nach dem Verhalten der Tiere verschiedene Gruppen von Arbeiterinnen, die wahrscheinlich unterschiedliche Altersstufen repräsentieren. Er unterscheidet zwischen ›Ammen‹, die auf der Brut sitzen, ›Domestiken‹, die sich bevorzugt in der Nähe der Brut aufhalten, und zwischen den Nahrungssuchern im Außendienst. Die Ammen hielten am längsten ohne Nahrung aus, legten die meisten Eier, hatten die meisten Schwierigkeiten beim Töten von Schmeißfliegenlarven und fanden am schlechtesten verschüttete Beutetiere. Konträr zu ihnen verhielten sich in diesen Punkten die Außendiensttiere.

CAMMAERTS-TRICOT untersuchte Arbeiterinnen von *Myrmica rubra* und unterteilte sie, entsprechend dem Grad ihrer Pigmentierung, in verschiedene Altersgruppen, von blassen, frisch geschlüpften Ameisen bis zu voll auspigmentierten Tieren. Sie konnte zeigen, daß die Pheromonmenge in den Mandibeldrüsen mit dem Alter der Tiere zunimmt. Das gilt zum Teil auch für die Reservoir der Dufourschen Drüse, die erst bei Arbeiterinnen des Pigmentierungsstadiums 3 ganz gefüllt waren. Mit dieser, vom Alter abhängigen, unterschiedlichen Ausstattung mit Pheromonen steigt auch die Reaktion der Arbeiterinnen auf diese Signalstoffe (CAMMAERTS-TRICOT, 1974c). Die Spurfolge-Reaktion nimmt mit dem Alter der Arbeiterinnen in dem Maße zu, wie die Menge der Spursubstanz in ihrer Giftdrüse (CAMMAERTS-TRICOT und VERHAEGHE, 1974).

Eine enge Beziehung zwischen dem Entwicklungszustand von Arbeiterinnen und ihrer bevorzugten Arbeit in der Kolonie fanden WEHNER und seine Mitarbeiter (1972) bei der Wüstenameise *Cataglyphis bicolor*. Bei den Arbeiterinnen dieser Art sind nicht nur die Ovarien, sondern auch andere innere Organe, wie die Labialdrüsen und die Fettkörper, unterschiedlich gut entwickelt. Nach dem Zustand dieser Organe konnte WEHNER eine Entwicklungsreihe aufstellen, in deren Verlauf nicht nur diese Organe zunehmend degenerieren, sondern die Arbeiterinnen auch ihre Funktion innerhalb der Kolonie wechseln. Am wenigsten reduziert sind diese Organe bei den Innendiensttieren, stärker bei den Tieren, die bevorzugt getragen werden (›carried-Stadium‹) und die möglicherweise Speichertiere sind, noch stärker bei den Bauarbeiterinnen (›digger-Stadium‹), den Jagdameisen (›hunter-Stadium‹) und am meisten schließlich bei den Trägerameisen (›carrier-Stadium‹). Die Reihenfolge dieser Stadien scheint festgelegt zu sein, nicht aber die Geschwindigkeit, mit der sie durchlaufen werden.

### 6.2.3 Polymorphismus und Polyethismus

Arbeiterinnen einer Kolonie können sich bezüglich ihrer Körpergröße und anderer morphologischer Merkmale erheblich voneinander unterscheiden (Polymorphismus). Das sieht man beispielsweise bei den Blattschneiderameisen, bei denen die größten Tiere einer Kolonie um ein Vielfaches größer sein können als die kleinsten (vgl. Abb. 6.6). Andere morphologische Unterschiede betreffen Besonderheiten der Kopfform, der Mandibel oder der Gaster. In den Fällen, in denen Unterschiede im Äußeren der Arbeiterinnen mit Verhaltensunterschieden gekoppelt sind, die die bevorzugte Arbeit in der Kolonie betreffen, spricht man von »Kasten-Polyethismus«.

Eine schon genannte Unterkaste einiger Ameisenarten stellen die Soldaten dar, die meist durch besonders große Arbeiterinnen mit übergroßen Köpfen und mächtig entwickelten Mandibeln repräsentiert werden. Von Soldaten im eigentlichen Sinne spricht man allerdings nur dann, wenn solche Arbeiterinnen durch keine Zwischenformen mit den übrigen Arbeiterinnen verbunden sind. In kontinuierlichen Reihen werden die Arbeiterinnen, entsprechend ihrer Körpergröße als major-, media-, minor- und minima-Arbeiterinnen bezeichnet.

Entsprechend ihren morphologischen Besonderheiten dienen die Soldaten und die major-Arbeiterinnen in besonderer Weise der Verteidigung der Kolonie. Das gilt sowohl für die major-Arbeiterinnen der südamerikanischen Blattschneiderameisen, als auch für die Soldaten der Aneuretinen und der körnersammelnden *Pheidole*-Arten (Abb. 6.3). Sie alle unterscheiden sich von den übrigen Arbeiterinnen hauptsächlich dadurch, daß sie größer und kräftiger sind, vor allem auch größere und kräftigere Mandibel besitzen und im Verteidigungsfall engagierter und wirkungsvoller zu kämpfen wissen (CREIGHTON und CREIGHTON, 1959).

Im Unterschied zu dem Soldatentyp, wie er in der Gattung *Pheidole* repräsentiert wird, unterscheiden sich die Soldaten von Wanderameisen und der in der



Abb. 6.3: Soldat von *Pheidole militica* (nach CREIGHTON und CREIGHTON, 1959, verändert)

Sahara lebenden Art *Cataglyphis bombycina* nicht nur durch ihre Körpergröße von den übrigen Arbeiterinnen, sondern auch noch durch die besondere Form ihrer langen und außerordentlich spitzen Mandibel (Abb. 6.4). Diese Mandibel sind für friedliche Arbeit kaum zu gebrauchen, dafür aber umso wirksamere Waffen. DÉLYE hat dementsprechend auch beobachtet, daß die Soldaten von *Cataglyphis bombycina* praktisch nur im Verteidigungsfall für die Kolonie aktiv sind. Das gilt auch für die Soldaten der südamerikanischen Wanderameisengattung *Eciton*, die etwa 2 % der Mitglieder einer Kolonie ausmachen (SCHNEIRLA, 1971). Ihre besondere Funktion scheint der Schutz der Kolonie und besonders der Königin während der Wanderungen zu sein. Sie stellen sich dann als Wächter an den Rand des Zuges und halten ihre Mandibel bedrohlich geöffnet (RETTENMEYER, 1963). Jeder Fremde, der dem Zug der Wanderameisen zu nahe kommt, wird von den Wächtern angegriffen. Die Königin der ausschließlich monogynen Wanderameisen wird von besonders vielen Soldaten bewacht, die bei Gefahr nicht nur tatkräftig ihre Königin verteidigen, sondern sich auch schützend auf sie legen (SCHNEIRLA, 1971). Ähnliche Beobachtungen machte TOPOFF (1971) bei *Neivamyrmex nigrescens*, einer weiteren südamerikanischen Wanderameise.

Auf völlig andere Weise dienen die Soldaten von *Colobopsis*, *Hypercolobopsis*, *Pseudocolobopsis* und *Myrmaphaenus* dem Schutz ihrer Kolonie. FOREL hat 1874 als erster die Funktion der Soldaten von *Colobopsis truncatus* beschrieben. Diese Art, die auch in Mitteleuropa vorkommt, nistet in Zweigen lebender Bäume. Die Verbindung mit der Außenwelt wird nur durch ein Loch hergestellt, das so klein ist, daß es die Bewohner gerade passieren können. Die Soldaten dieser Art, die in geringer Zahl in einer Kolonie vorkommen, schützen ihre Kolonie dadurch, daß sie den Eingang versperren (Abb. 6.5). Sie haben einen verdickten Kopf, der vorne abgeflacht ist und gerade in das Eingangsloch paßt. So weit der Kopf von außen sichtbar ist, ist er so strukturiert und gefärbt, daß er von der um-



Abb. 6.4: Kopf eines Soldaten der Wanderameise *Eciton hamatum* (nach TOPOFF, 1972)



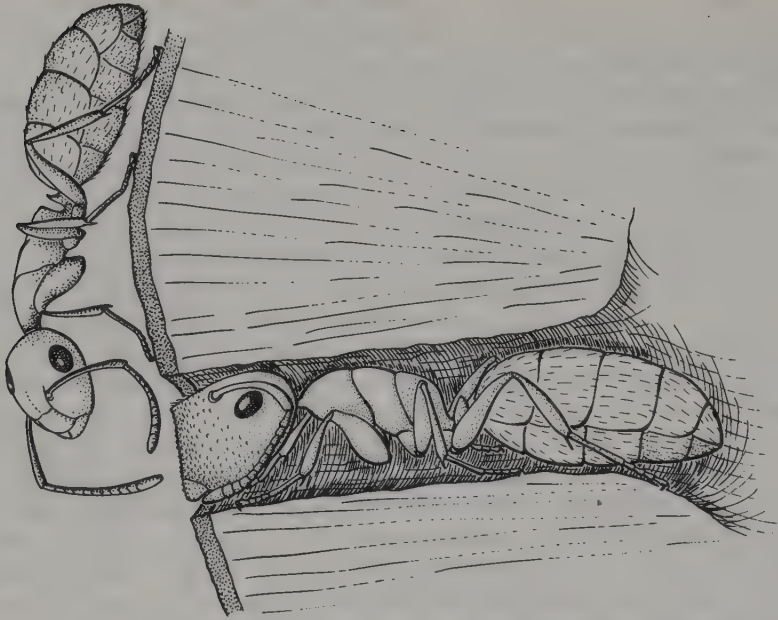


Abb. 6.5: Soldat von *Colobopsis truncatus*, der mit seinem Kopf den Nesteingang verschließt, während eine Arbeiterin den Nesteingang erreicht (nach WILSON, 1971, aus SZABÓ-PATAY, 1928, verändert)

gebenden Rinde kaum zu unterscheiden ist. Wenn das Eingangsloch größer als der Kopf eines Soldaten geraten ist, dann kann es durch eine kartonartige Masse verkleinert werden. Es kommt aber auch vor, daß ein größeres Eingangsloch von mehreren Soldaten gleichzeitig verschlossen wird. Die Soldaten stehen sehr lange auf ihrem Posten im Eingang des Nestes und geben ihn nur dann frei, wenn eine Arbeiterin, die wahrscheinlich auch geruchlich erkannt wird, mit ihren Fühlern anklopft.

Auf ganz ähnliche Weise wird der Nesteingang von Soldaten der in Amerika lebenden *Cryptocerus texanus* verschlossen. Die Soldaten benutzen zum Verschließen des Nesteingangs nicht nur ihren besonders geformten Kopfschild, sondern auch einen Teil ihres Thorax. Eine Arbeiterin, die zu ihrer Kolonie zurückkehrt, bringt den »wachhabenden« Soldaten dazu, daß er sich flach auf den Boden des Nesteingangs legt und so den Raum zwischen seinem Rücken und der Decke der Neströhre als Eingang frei gibt (CREIGHTON und GREGG, 1954; CREIGHTON, 1963).

Die Modifikationen dieser Soldaten, als Anpassung an ihre besondere Wächterfunktion, wurden von WHEELER (1927) als **Phragmosis** bezeichnet. WHEELER (1901, 1927) beschreibt auch Königinnen mit phragmotischen Köpfen bei *Crematogaster cylindriceps* und *Colobostruma leae*. Auch die Königinnen von *Colobopsis* haben phragmotische Köpfe. BROWN fand 1967 als weitere Variante



Abb. 6.6: Kleine Arbeiterin der Blattschneiderameise *Atta cephalotes*, die eine mittelgroße Nestgenossin beim Blatteintragen begleitet und dabei parasitische Fliegen (Phoriden) abwehrt (nach I. und E. EIBL-EIBESFELDT, 1967, verändert)

phragmotische Gaster bei Königinnen von *Pheidole embolopyx*, die im Amazonasgebiet leben. Leider ist die Biologie dieser von BROWN neu beschriebenen Art noch nicht hinreichend bekannt, um sagen zu können, in welcher Phase der Kolonieentwicklung der phragmotische Hinterleib der Königin welche Funktion erfüllt.

Eine von besonders kleinen Arbeiterinnen bevorzugte Tätigkeit konnte EIBL-EIBESFELDT (1967) bei der Blattschneiderameise *Atta cephalotes* beobachten. Diese auffallend winzigen Tiere, die als minima-Arbeiterinnen bezeichnet werden, sind nicht nur die effektivsten Pilzpfleger der Kolonie; sie schützen auch die größeren Arbeiterinnen vor den Angriffen parasitischer Fliegen aus der Gruppe der *Phoridae*. Der Schutz der winzigen Arbeiterinnen ist dann besonders wichtig, wenn die größeren Arbeiterinnen Blätter schneiden und dabei wehrlos sind. Die minima-Arbeiterinnen stellen sich dann mit offenen Mandibeln um die blattschneidenden Nestgefährten auf und schnappen nach den sich nahenden Fliegen (Abb. 6.6). Danach reiten sie als Wächter auf den abgeschnittenen Blattstücken zurück ins Nest.

Einen besonders deutlichen Polyethismus haben wir schon zwischen den Arbeiterinnen und den Repleten von Honigameisen kennengelernt. Die Repleten

dienen hier ausschließlich als lebende Nahrungsbehälter und beteiigen sich nicht an den übrigen Aufgaben der Kolonie. Gemeinsam scheint es allen Ameisenarten mit Repleten zu sein, daß nur die größten Arbeiterinnen zu Speichertieren werden (WILSON, 1963).

Bei einigen Ameisenarten lassen sich Innen- und Außendiensttiere an ihrer unterschiedlichen Körpergröße erkennen. Bei den Weberameisen *Oecophylla longinoda* und bei *Daceton armigerum* bleiben die kleineren Arbeiterinnen im Nest, während die größeren die Nahrung herbeischaffen (LEDoux, 1949b; WEBER, 1949; WILSON, 1962a). Genau umgekehrt sind die Verhältnisse bei *Formica obscuripes* (*rufa melanotica*). Hier sind es die kleineren Arbeiterinnen, die Nahrung herbeischaffen, während die größeren im Nest bleiben (KING und WALTERS, 1950). Nach Laborbeobachtungen von DOBRZANSKA (1959) an *Formica sanguinea* sind es auch hier die größeren Arbeiterinnen, die sich im Nest mit der Brutpflege beschäftigen. Bei der Waldameise *Formica polyctena* haben OTTO (1958) und KNEITZ (1967) umfangreiche Messungen vorgenommen und dabei keinen signifikanten Größenunterschied zwischen Innen- und Außendienstarbeiterinnen festgestellt.

Beim Vergleich der Körpergröße von Außendienst-Waldameisen, die verschiedenen Tätigkeiten nachgehen, fand ADLERZ (1886), daß kleinere Arbeiterinnen Blattläuse »melken«, während größere Arbeiterinnen die Nahrung ins Nest tragen. Nach ALPATOR und PALENITSCHKO (1925) waren die Arbeiterinnen von *Formica pratensis* RETZ., die bei einer nestnahen Pflanzenlauskolonie angetroffen wurden, kleiner als der Durchschnitt der Nestbevölkerung. Auch OTTO (1958) konnte bei *Formica polyctena* einen Größenunterschied zwischen Pflanzenlausbesuchern und Sammlern bzw. Jägern beobachten. Das wurde auch von HORSTMANN (1973b) bestätigt, der beobachten konnte, daß sich größere Arbeiterinnen von *Formica polyctena* im Durchschnitt weiter vom Nest entfernen, häufiger am Boden jagen und sammeln und häufiger Lasten bewegen als kleinere. Die kleineren Arbeiterinnen halten sich nach HORSTMANN mehr in Nestnähe auf, steigen häufiger auf Bäume und tragen entsprechend mehr Honigtau ein.

### 6.3 Ursachen der Kastendifferenzierung

Die Ursachen der Kasten- und Geschlechtsdifferenzierung unterscheiden sich bei Ameisen wesentlich voneinander. In der Einleitung wurde schon gesagt, daß bei Ameisen und darüber hinaus bei Hymenopteren allgemein Weibchen aus befruchteten, diploiden Eiern hervorgehen, während die Männchen aus unbefruchteten, haploiden Eiern entstehen. Eine Königin, die sowohl Männchen wie Weibchen hervorbringen kann, muß daher imstande sein, sowohl unbefruchtete wie befruchtete Eier zu legen.

Bei einer Reihe von Ameisenarten hat man nun gefunden, daß auch Arbeiterinnen entwicklungsfähige Eier legen können, und zwar vor allem dann, wenn die Kolonie weisellos, also ohne Königin ist. Da die Arbeiterinnen unbegattet sind –



dagegen sprechen auch nicht die wenigen Beispiele begatteter ›Arbeiterinnen‹, wie bei *Ponera eduardi* (LE MASNE, 1956a), *Technomyrmex albipes* (WEYER, 1936) und bei einigen *Rhytidoponera*-Arten (WHELDEN, 1957, 1960; HASKINS und WHELDEN, 1965), wenn man ›Königinnen‹ und ›Arbeiterinnen‹ funktionell definiert –, muß man annehmen, daß aus diesen Eiern der Arbeiterinnen nur Männchen entstehen. Das trifft auch für die überwiegende Mehrzahl der Fälle tatsächlich zu; interessanterweise aber gibt es auch Ausnahmen.

Schon aus dem vorigen Jahrhundert gibt es Beobachtungen, nach denen aus Arbeiterinneneiern der Blattschneiderameise *Atta cephalotes* nicht nur Männchen, sondern auch Arbeiterinnen und Königinnen hervorgingen (TANNER, nach LEDOUX, 1954). REICHENBACH (1902) und CRAWLEY (1912) fanden bei der Wegameise *Lasius niger*, daß sich aus Arbeiterinneneiern wieder Arbeiterinnen entwickeln können. Weitere Beispiele dafür fanden LEDOUX (1949a,b) bei Arbeiterinnen der Weberameise *Oecophylla*, OTTO (1958) bei der Waldameise *Formica polyctena*, SOULIÉ (1960a) bei Arbeiterinnen der Gattung *Crematogaster* und CAGNIANT (1973) bei *Cataglyphis cursor*. 1945 zeigten HASKINS und ENZMANN, daß auch aus den Eiern unbegatteter Königinnen der Gattung *Aphaenogaster* Arbeiterinnen hervorgehen können.

SOULIÉ hat 1960a,b die verschiedenen Eier untersucht, die in *Crematogaster*-Kolonien sowohl von Weibchen wie Arbeiterinnen gelegt werden, und konnte dabei drei verschiedene Eitypen unterscheiden, und zwar unbefruchtete Eier mit haploidem Chromosomensatz, unbefruchtete Eier mit diploidem Chromosomensatz und schließlich noch befruchtete diploide Eier. Die unbefruchteten haploiden Eier werden sowohl von den Königinnen als auch von Arbeiterinnen gelegt und entwickeln sich zu Männchen. Die unbefruchteten diploiden Eier werden nur von Arbeiterinnen gelegt und ergeben Vollweibchen, während aus befruchteten diploiden Eiern der Königinnen nur Arbeiterinnen entstehen.

Damit ist gezeigt worden, daß Ameisen-Arbeiterinnen tatsächlich diploide Eier legen können. Wie das ohne Befruchtung möglich ist, untersuchte LEDOUX (1949a,b, 1954) bei *Oecophylla longinoda*. Bei dieser Art legen die Königinnen Eier, die in ihrer Größe kaum variieren. Diese Eier können befruchtet werden und entwickeln sich dann zu Weibchen; sie können aber auch unbefruchtet bleiben und ergeben dann Männchen. Die Arbeiterinnen von *Oecophylla* legen dagegen zwei verschiedene Typen von Eiern, die unterschiedlich groß sind. Die größeren Eier, mit einem Durchmesser von 1 mm, werden zu einer Zeit gelegt, bevor ihre Reifeteilung abgeschlossen ist, und sind folglich diploid. Die erste embryonale Zellteilung dieser Eier ist aber eine Reduktionsteilung, die aus den diploiden Eiern haploide macht. Aus ihnen entstehen folglich nur Männchen. Die kleineren Eier haben einen Durchmesser von 0,6 mm; sie werden im Eileiter der Arbeiterinnen zurückgehalten, bis die 1. Reifeteilung (Äquationsteilung) abgeschlossen ist. Sie sind demnach diploid und bleiben es auch nach den folgenden Teilungen. Aus ihnen entstehen, wie aus den diploiden Arbeiterinneneiern von *Crematogaster*, ausschließlich Vollweibchen.

Diploide Eier können also sowohl Arbeiterinnen wie Vollweibchen ergeben.

Die Ursachen dafür, daß aus einigen diploiden Eiern Arbeiterinnen und aus anderen Vollweibchen entstehen, sind offenbar nicht genetischer Art. Man fand bei Ameisen dafür drei andere Faktoren, die Einfluß auf die Kastendifferenzierung nehmen, die Anwesenheit der Königin, trophogene und blastogene Faktoren. Unter den trophogenen Faktoren faßt man diejenigen zusammen, die mit der Ernährung der Larven zusammenhängen, während die blastogenen Faktoren die Besonderheiten des Eiplasmas umfassen. Was die verschiedenen Unterfamilien der Ameisen betrifft, so ist die Kenntnis über die Ursachen der Kastendifferenzierung sehr unterschiedlich. Über die Ursachen der Kastendifferenzierung bei Myrmeciinen, Ponerinen (mit Ausnahme von *Odontomachus haematodes*) und Dolichoderinen weiß man noch fast gar nichts, wohl aber schon einiges über die Ursachen der Kastendifferenzierung und die Kastenregulation bei Formicinen und Myrmicinen. Hiermit haben sich im wesentlichen zwei Arbeitsgruppen beschäftigt. BIER und GÖSSWALD untersuchten in Deutschland im wesentlichen die Gattung *Formica*, während BRIAN und seine Mitarbeiter die Myrmicinengattung *Myrmica* untersuchten.

Die Anwesenheit der Königinnen wirkt sich bei vielen Arten hemmend auf die Zahl der entstehenden Vollweibchen aus. Entfernt man nämlich die Königin nach dem Eierlegen bei Arten der Gattungen *Odontomachus* (COLOMBEL, 1971a, 1972a), *Monomorium* (PEACOCK et al., 1955), *Myrmica* (BRIAN und CARR, 1960) und *Formica* (GÖSSWALD und BIER, 1954b; BIER, 1956), dann entwickeln sich aus den Larven mehr Vollweibchen als bei Anwesenheit der Königinnen. Bei *Monomorium pharaonis* konnten PEACOCK et al. (1955) zeigen, daß weisellose Kolonien aus den vorhandenen Larven Geschlechtstiere großziehen, und zwar sowohl Weibchen wie Männchen. Sind Königinnen oder auch nur unbegattete Weibchen (PETERSEN und BUSCHINGER, 1971a) vorhanden, dann unterbleibt die Bildung der Geschlechtstiere.

Bei der Waldameise *Formica polyctena*, die gewöhnlich eine Vielzahl von Königinnen in ihren Kolonien beherbergt, ist nach den Ergebnissen von GÖSSWALD und BIER (1954b) »physiologische Weisellosigkeit« die Voraussetzung dafür, daß Geschlechtstiere entstehen. Im zeitigen Frühjahr, nach dem Erwachen aus der Winterruhe, versammeln sich neben den Arbeiterinnen auch die Königinnen auf der Nestoberfläche und lassen sich hier von der Sonne erwärmen. Diese »Sonnenperiode« ist zeitlich begrenzt. Danach legen die Königinnen ihre ersten Eier in der Nestkuppe ab und wandern später in die unteren, im kalten mineralischen Boden gelegenen Kammern ab. Nach dem Schlüpfen der ersten Larven findet man nur noch sehr wenige Königinnen in der Nestkuppe; dadurch sind die Königinnen von der Brut räumlich getrennt. Diese Trennung der Königinnen von der Brut wird nach GÖSSWALD und BIER (1954b) als »physiologische Weisellosigkeit« bezeichnet. Sie ist eine notwendige Voraussetzung für die Bildung der Geschlechtstiere, die sich aus den ersten Eiern, die die Königinnen im Jahr legen, entwickeln. Verhindert man das Abwandern der Königinnen, dann führt die räumliche Nähe von Königinnen und Brut dazu, daß auch aus diesen ersten Eiern des Jahres nur Arbeiterinnen entstehen.

Einen ähnlichen Effekt hat man auch bei der Waldameise *Formica nigricans* gefunden, die nur eine oder wenige Königinnen in ihren Kolonien enthält. Auch hier hemmt die Anwesenheit der Königin die Entwicklung der Larven zu Vollweibchen. Allerdings kann diese Wirkung der *nigricans*-Königinnen durch eine entsprechend große Zahl von Arbeiterinnen kompensiert werden. Bei einem Verhältnis der Arbeiterinnen zu den Königinnen von mehr als 600 : 1 entwickelt sich aus den Larven die gleiche Anzahl von Geschlechtstieren, unabhängig davon, ob Königinnen anwesend sind oder nicht (GÖSSWALD und BIER, 1953b).

Die Anwesenheit der Königinnen in der Kolonie verhindert vielfach nicht nur die Entwicklung der Larven zu Vollweibchen, sondern unterdrückt häufig auch das Eierlegen der Arbeiterinnen. Das gilt allerdings nicht für die Arten, bei denen die Kastenunterschiede so stark ausgeprägt sind, daß die Arbeiterinnen vollends unfähig zum Eierlegen sind, wie in den Gattungen *Pheidole*, *Solenopsis*, bei *Tetramorium caespitum*, in der Wanderameisengattung *Eciton* und bei *Monomorium pharaonis*. Nicht so stark ausgeprägt sind die Kastenunterschiede bei den Gattungen *Lasius* und *Camponotus*, wo nur die kleineren Arbeiterinnen steril bleiben, während besonders große Arbeiterinnen noch Eier legen können (BIER, 1958).

Die Hemmung der Arbeiterinnenfertilität durch die Anwesenheit der Königinnen wurde für die Gattungen *Leptothorax* (BIER, 1954a), *Myrmica* (MAMSCH und BIER, 1966), *Plagiolepis* (PASSERA, 1965) und *Formica* (BIER, 1956) bewiesen, und zwar dadurch, daß Kolonien ohne Königinnen weitaus mehr Eier legen als solche mit Königinnen. Bei einer Zuchttemperatur von 20,5°C beispielsweise legten 50 Arbeiterinnen von *Leptothorax tuberum unifasciatus* nach 42 Tagen 140 Eier, bei Anwesenheit der Königin dagegen nur 60 Eier (BIER, 1954a). In natürlich zusammengesetzten Kolonien dieser Art legen wahrscheinlich nur die Königinnen Eier, nicht aber die Arbeiterinnen (BIER, 1956).

Nach WHEELER (1926) wird allerdings - besonders in monogynen Kolonien - das Eierlegen der Arbeiterinnen nicht restlos unterdrückt; sie spielt vielmehr auch in »weiselrichtigen« Kolonien, besonders für die Produktion von Männchen, eine wichtige Rolle. Das wird auch von EHRHARDT (1962) für die polygyne *Formica polyctena* bestätigt. Er fand, daß Arbeiterinnen dieser Art auch bei Anwesenheit der Königinnen Eier legen, die größer sind als die Königinneneier und dadurch von diesen unterschieden werden können. Aus diesen Arbeiterinneneiern entwickeln sich nur Männchen. Außerdem gibt es nach den Untersuchungen von EHRHARDT (1970) in den *Formica polyctena*-Kolonien eine Anzahl von Königinnen, deren Samenvorrat erschöpft ist oder die, obwohl sie ihre Flügel abgeworfen haben, nie begattet wurden (vgl. auch GÖSSWALD und SCHMIDT, 1960) und die dennoch in die Kolonie aufgenommen wurden. Diese Königinnen legen daher nur unbefruchtete Eier, auf die wahrscheinlich ein großer Teil der Männchen einer *polyctena*-Kolonie zurückgeht. - Dagegen hielt WEYER (1928) die Fortpflanzung der Arbeiterinnen in Kolonien mit Königinnen praktisch für bedeutungslos.



Von einigen Arten ist bekannt, daß nicht nur die Anwesenheit der Königinnen, sondern auch die der Larven die Fertilität der Arbeiterinnen unterdrücken kann. Zu diesem Ergebnis kam MAMSCH (1965, 1967) durch Versuche mit *Myrmica ruginodis*. Durch Zugeben von Larven zu entweiselten Kolonien konnte er verhindern, daß die Arbeiterinnen Eier legten, und das auch in den Fällen, in denen die Arbeiterinnen schon mit dem Legen begonnen hatten.

Der Einfluß der Königinnen auf die Kastendifferenzierung der Brut und ihr Einfluß auf die Fertilität von Arbeiterinnen zeigt sich auch sehr deutlich bei der Honigbiene. Hier weiß man schon seit über 10 Jahren, daß die Königinnen ihren Einfluß auf chemischem Wege geltend machen, und zwar durch das Sekret ihrer Mandibeldrüsen. Dieses Sekret wurde früher in seiner Gesamtheit als »Königinnensubstanz« (queen substance) bezeichnet (vgl. BUTLER und SIMPSON, 1958). Heute gebraucht man diesen Begriff meist nur für eine der Hauptkomponenten des Mandibeldrüsensekrets, für die trans-9-Oxodecensäure-2. Eine andere Hauptkomponente dieses Sekrets ist neben mindestens 30 weiteren Substanzen die trans-9-Hydroxydecensäure (CALLOW et al., 1964). Das Sekret der Mandibeldrüse wird über die Nahrung im Stock verbreitet. Die trans-9-Oxodecensäure-2 bewirkt bei den Arbeiterinnen, daß die Nachzucht von Königinnen verhindert wird. Zusammen mit der trans-9-Hydroxydecensäure hemmt sie die Ovarienentwicklung der Arbeiterinnen.

Auf welche Weise Ameisenköniginnen ihren Einfluß auf die Kastendifferenzierung der Brut und die Fertilität der Arbeiterinnen geltend machen, weiß man noch nicht genau. Es gibt bislang zwei verschiedene Hypothesen darüber. Nach der ersten Hypothese üben Ameisenköniginnen ihren Einfluß, nach dem Muster der Bienenköniginnen, durch Pheromone aus (KARLSON und BUTENANDT, 1959; BRIAN, 1965a,b); nach der zweiten Hypothese, die im wesentlichen von BIER vertreten wurde, läßt sich die Wirkung von Ameisenköniginnen auch ohne Pheromone erklären.

Für die erste Hypothese sprechen die Versuche von CARR (1962), die zeigen, daß auch die Anwesenheit toter Königinnen der Gattung *Myrmica*, wenn sie regelmäßig ersetzt werden, das Larvenwachstum hemmen und dadurch den Anteil der entstehenden Vollweibchen verringern. Extrakte von Königinnen zeigten allerdings keinen Effekt, unabhängig davon, in welcher Form die Extrakte den Arbeiterinnen geboten wurden. CARR schloß daraus, daß die gesuchte Substanz flüchtig und nur in geringer Menge vorhanden ist.

BRIAN und HIBBLE fanden 1963, daß das Sekret der Mandibeldrüsen von *Myrmica*-Königinnen das Wachstum der Larven hemmt. Auch Extrakte ganzer Köpfe von Königinnen in Äthanol waren wirksam, allerdings nur halb so stark wie lebende Königinnen. BRIAN und BLUM haben dann 1969 die Extrakte von Köpfen fertiler *Myrmica rubra*-Königinnen in verschiedene Stoffklassen zerlegt und deren Wirkung auf das Wachstum der Larven geprüft. Eine Wirkung fanden sie bei den Fettsäuren, die sich in den Extrakten befanden.

Für die Pheromon-Hypothese sprechen auch die Versuche von COLOMBEL (1971a, 1972a). Er fand bei der Ponerine *Odontomachus haematodes*, daß durch

den Kontakt der Arbeiterinnen mit den Königinnen oder auch mit dem Duft der Königinnen die Bildung von Arbeiterinnen gefördert und die Entstehung von Vollweibchen unterdrückt wird. Das Entfernen der Königin hat zur Folge, daß die Arbeiterinnen davon abgehalten werden, Eier zu fressen und in der Folge mehr Arbeiterinnen, aber auch Vollweibchen entstehen.

Nach BIER (1954a, 1956, 1958) und MAMSCH (1965, 1967) läßt sich die Produktion hemmender Pheromone durch Ameisenköniginnen zwar nicht ausschließen, sie sei aber nicht notwendig zu fordern für die Erklärung der hemmenden Wirkung, die die Königin auf die Arbeiterinnenfertilität und die Nachzucht von Geschlechtstieren ausübt. Stattdessen nehmen diese Autoren an, daß die Arbeiterinnen in ihren Futterdrüsen eine fertilitätsfördernde »profertile« Substanz produzieren, die sie bevorzugt an die Königinnen verfüttern. Wenn in der Kolonie Königinnen fehlen, dann wird die profertile Substanz verstärkt auch an Larven weitergegeben, die dann in größerer Zahl zu Geschlechtstieren heranwachsen. Solange diese beiden Hauptabnehmer der profertilen Substanz in der Kolonie anwesend sind, wird die von den Arbeiterinnen produzierte Substanz von diesen Abnehmern verbraucht, und die Arbeiterinnen bleiben unfruchtbar. Fehlen dagegen sowohl Königinnen wie Larven in der Kolonie, dann werden als nächste die größeren Arbeiterinnen mit der profertilen Substanz bedacht, die daraufhin fruchtbar werden und Eier legen.

Für diese Hypothese sprechen die Beobachtungen an *Myrmica* (MAMSCH, 1965, 1967) und auch an *Leptothorax* (BIER, 1954a), nach denen auch Larven eine hemmende Wirkung auf das Eierlegen der Arbeiterinnen ausüben. Sie wären nach dieser Hypothese bevorzugte Abnehmer der profertilen Substanz vor den Arbeiterinnen und verhindern durch den Verbrauch der Substanz, daß die Arbeiterinnen fruchtbar werden. Zudem weiß man aus Fütterungsversuchen mit radioaktiv markierten Substanzen (GÖSSWALD und KLOFT, 1960a,b), daß in der Gattung *Formica* die Königinnen bei genügend großer Zahl von Pflegerinnen (mindestens 30) mit reinem Drüsensekret gefüttert werden – was auch für *Monomorium pharaonis* gezeigt wurde (BUSCHINGER und KLOFT, 1973) –, während die Arbeiterinnen untereinander Kropfinhalt austauschen. Auch die Beobachtungen von BIER an *Formica nigricans*, daß bei einer genügend großen Zahl von Arbeiterinnen der Einfluß der Königinnen auf die Larvenentwicklung nachläßt, läßt sich im Sinne dieser Hypothese deuten. In diesem Fall wäre durch die Vielzahl der Arbeiterinnen ein Überschuß an profertiler Substanz vorhanden, der dann an den zweiten Hauptabnehmer, die Larven, verfüttert würde, worauf diese sich vermehrt zu Königinnen entwickeln.

Die Zusammensetzung der Sekrete verschiedener Drüsen, die als Futtersaftdrüsen bzw. als Lieferanten der profertilen Substanz in Frage kommen, hat PAULSEN (1966, 1969, 1971) untersucht. Er prüfte in diesem Zusammenhang die Labial-, die Propharynx- und die Postpharynxdrüse von *Formica polycтена* und fand in der Propharynxdrüse hauptsächlich ein spezifisches zuckerspaltendes Enzym. Das spricht dafür, daß der Propharynxdrüse hauptsächlich Verdauungsfunktion zukommt. Das gelbgefärbte und an Lipiden reiche Postpharynxdrüsen-

sekret wird, wie PAULSEN zeigen konnte, auf andere Arbeiterinnen, die Königinnen und die Larven übertragen. Die Fettstoffe der Postpharynxdrüse stammen sehr wahrscheinlich aus dem Fettkörper. Darüber hinaus ist es möglich, daß in der Drüse selber die für die Geschlechtstieraufzucht bedeutsamen, möglicherweise kastendeterminierenden (s.u.) und profertilen Sekrete produziert werden. Die Labialdrüsen schließlich enthalten hauptsächlich Nährsekrete, vor allem Kohlehydrate, die aus der resorbierten Nahrung und aus mobilisierten Reservestoffen stammen.

Fertilitätshemmende Einflüsse zeigen auch Königinnen sozialparasitischer Ameisen, die in artfremden Kolonien leben. Königinnen etwa der arbeiterlosen parasitischen Art *Myrmecia inquilina* hemmen die Legetätigkeit ihrer Wirtsköniginnen, obwohl sie sich ihnen gegenüber nicht feindselig benehmen (HASKINS und HASKINS, 1964). Wechselseitig ist die Beziehung zwischen der parasitischen Ameise *Plagiolepis xene* und ihrer Wirtsart *Plagiolepis pygmaea*. Wie in den gemischten *Myrmecia*-Kolonien, so leben auch hier die Königinnen beider Arten zusammen ohne erkennbare Feindseligkeit. Während nun die Gegenwart der *xene*-Königin die Fruchtbarkeit der *pygmaea*-Königin hemmt, so fördert umgekehrt die Anwesenheit der *pygmaea*-Königin die Legetätigkeit der *xene*-Königin (PASSERA, 1966).

Bei *Plagiolepis pygmaea* beruht die fertilitätshemmende Wirkung der Königin mit Sicherheit weder auf der Abgabe profertiler Substanzen durch Arbeiterinnen, noch auf der Wirkung von Königinnen-Pheromonen (PASSERA, 1969). Königinnen-Extrakte und tote Königinnen zeigten weder Attraktivität noch irgendeinen sonstigen Effekt auf die Arbeiterinnen. Nach dem Ausschluß weiterer geruchlicher und visueller Reize ließ sich die Hemmwirkung schließlich eindeutig auf taktile Reize der begatteten, lebenden und sich bewegenden flügellosen Königinnen zurückführen. Dabei übten nur flügellose, nicht aber geflügelte Weibchen diesen Effekt aus.

Außer der An- bzw. Abwesenheit der Königin(nen) wirken bei Waldameisen trophogene Faktoren auf die Kastendifferenzierung der Larven ein, Faktoren also, die mit der Ernährung der Larven zusammenhängen. Für die Ernährung der Larven sind Arbeiterinnen zuständig, die der Brut nicht nur vom Inhalt ihres Kropfes abgeben, sondern sie auch mit Sekreten ihrer Futtersaftdrüsen, der Labial- und vor allem der Postpharynxdrüsen ernähren. Diese Drüsen sind bei Arbeiterinnen unmittelbar nach der Winterruhe in einem physiologischen Zustand, der die Entwicklung der Larven aus befruchteten Eiern zu Königinnen fördert. Das geht aus Versuchen mit *Formica nigricans* hervor. Gibt man Arbeiterinnen dieser Art unmittelbar nach der Winterruhe Eier zur Pflege, dann entwickeln sich aus diesen Eiern, wenn sie befruchtet sind, Vollweibchen. Gibt man diesen Arbeiterinnen aber gleiches Eimaterial, nachdem sie sich ca. 8 Wochen bei 24°C aufgehalten haben, dann ziehen sie daraus Arbeiterinnen groß (GÖSSWALD und BIER, 1953b).

Neben dem physiologischen Zustand der fütternden Arbeiterinnen ist auch ihre Anzahl und damit die Menge der Drüsensubstanz für die Kastendifferenzie-



rung der Brut von Bedeutung. Unter einer bestimmten Mindestmenge pflegender Arbeiterinnen (ca. 25) entstehen bei *Formica nigricans* nur Arbeiterinnen, unabhängig vom physiologischen Zustand der pflegenden Tiere. Das gilt allerdings nur bis zur endgültigen Determination der sich entwickelnden Larven. Läßt man Eier von weniger als 25 Arbeiterinnen, die sich im Zustand unmittelbar nach der Winterruhe befinden, bei 27°C pflegen und gibt die 72 Stunden alten Larven einer größeren Gruppe von Arbeiterinnen zur Pflege, die im gleichen physiologischen Zustand sind, dann entwickeln sich auch aus diesen Larven Arbeiterinnen und nicht etwa Vollweibchen. Die Kaste dieser Larven ist nach 72 Stunden schon endgültig festgelegt, und die Bedingungen, die sonst zur Entwicklung von Vollweibchen führen, wirken sich nach dieser Zeit nicht mehr aus. Der umgekehrte Versuch gelingt dagegen nicht: Versetzt man Larven aus größeren Arbeiterinnengruppen in kleinere Gruppen von Arbeiterinnen, dann entwickeln sie sich nicht weiter (GÖSSWALD und BIER, 1953a).

Als dritter Faktor wirkt sich bei Waldameisen der Eityp auf die Kastendifferenzierung der Larven aus (BIER, 1954b). Man kann bei Eiern der Gattung *Formica* zwischen Sommer- und Wintereiern unterscheiden. Die Wintereier werden unmittelbar nach der Winterruhe von den Königinnen gelegt. Sie enthalten mehr RNS, und ihr Periplasma ist – besonders am Hinterpol des Eies – in Form eines Polplasmas verstärkt. Die Sommereier, die im weiteren Verlauf des Jahres gelegt werden, erkennt man daran, daß ihre »Eiweißdotterschollen« größer und dichter gepackt sind als bei den Wintereiern.

Mit diesen unterschiedlichen Eitypen ist allerdings die Kaste der Larven noch nicht determiniert. Aus beiden Eitypen können – bei entsprechender Pflege durch Arbeiterinnen – sowohl Vollweibchen als auch Arbeiterinnen entstehen. Dennoch entwickeln sich Wintereier leichter zu Vollweibchen, Sommereier dagegen leichter zu Arbeiterinnen. GÖSSWALD und BIER (1954a) sprechen daher von einer »Prädisposition« des Eityps für eine bestimmte Kaste. Wenn die Prädisposition des Eityps dem physiologischen Zustand der pflegenden Arbeiterinnen entgegengesetzt ist, dann entstehen im Experiment auch Zwischenformen zwischen Vollweibchen und Arbeiterinnen, die in der Natur noch nicht gefunden wurden. Solche »Intercasts« bilden sich leichter aus Sommer- als aus Wintereiern und zeigen in der Ausbildung des Thorax und der Flügelstummel alle Übergänge zwischen den beiden Kasten.

In der Natur wirken alle drei Faktoren, die auf die Kastendifferenzierung von Waldameisen-Larven Einfluß nehmen, bei der Kastenregulation zusammen. Die zu Geschlechtstieren prädisponierten Wintereier entwickeln sich zu einer Zeit, in der die Arbeiterinnen sich in dem physiologischen Zustand befinden, der sie zur Aufzucht von Geschlechtstieren befähigt. Hinzu kommt das Verhalten der Königinnen, sich nach der Ablage der ersten Eier in kältere Nestbereiche zurückzuziehen, was zur physiologischen Weisellosigkeit führt, einer weiteren Bedingung für die Aufzucht von Geschlechtstieren. Die Folge des Zusammenwirkens dieser 3 Faktoren ist es, daß aus der ersten Brut des Jahres bei unseren Waldameisen ausschließlich Geschlechtstiere entstehen. Im weiteren Verlauf des Jahres ent-

wickeln sich bei der Waldameise *Formica polyctena* nur Arbeiterinnen. Bei *Formica nigricans* dagegen entsteht, zumindest im Raum Würzburg (BIER, 1956) im Juli oder August noch eine zweite, meist mit Arbeiterinnen gemischte Geschlechtstierbrut. Das läßt sich dadurch erklären, daß auch frisch geschlüpfte Arbeiterinnen, ebenso wie Arbeiterinnen unmittelbar nach der Winterruhe, Geschlechtstierbrut großziehen können. Außerdem spielen bei *Formica nigricans* die verschiedenen Eitypen eine geringere Rolle als bei *Formica polyctena* (GÖSSWALD und BIER, 1954a).

Die Untersuchungen von BRIAN und seinen Mitarbeitern in England wurden an den Arten *Myrmica laevinodis* (*Myrmica rubra* L. nach COLLINGWOOD, 1958) und *Myrmica rubra* var. *microgyna* und var. *macrogyna* (*Myrmica ruginodis* NYL. nach COLLINGWOOD, 1958) durchgeführt. Auch bei diesen Arten ließen sich die wesentlichen Faktoren nachweisen, die bei Waldameisen die Kastendifferenzierung beeinflussen. Wichtig für die Entwicklung eines befruchteten Eies zur Arbeiterin bzw. zum Vollweibchen sind auch hier der Einfluß der Königin und außerdem trophogene und blastogene Faktoren. Das gilt aber nur in dieser allgemeinen Form. In wesentlichen Einzelheiten zeigen sich Unterschiede zwischen den Gattungen *Formica* und *Myrmica*.

Ein direkter Einfluß der fütternden Arbeiterinnen auf die Kaste der sich entwickelnden Larven läßt sich – im Gegensatz zu *Formica* – bei *Myrmica* nicht nachweisen, wohl aber ein indirekter. Die von BRIAN und seinen Mitarbeitern untersuchte Art *Myrmica ruginodis* NYL. überwintert, wie viele andere Myrmicinen, mit Larven. Dieses Überwintern als Larven ist wichtig für die Entwicklung der jungen Königinnen. Notwendige Voraussetzung für das Überwintern einer Larve ist es, daß sie in ihrer Entwicklung eine Ruhepause einlegt; das Auftreten dieser Ruhepause hängt mit der Ernährung zusammen. Aus den Untersuchungen von WEIR (1959) weiß man, daß in natürlichen Kolonien Arbeiterinnen nur im Herbst die Fähigkeit haben, bei Larven eine Ruhepause ihrer Entwicklung zu bewirken. Diese Arbeiterinnen haben im Verlauf der Brutperiode in zunehmendem Maße Eiweißnahrung zu sich genommen, was sich auf die Ernährung der Larven auswirkt. Bei Larven, die sich in der Ruhepause befinden, ist das Verhältnis von Stickstoff zu Kohlenstoff im Fettkörper höher als bei Larven außerhalb der Ruhepause. Die Beziehung zwischen der Ruhepause der Larven und dem Ernährungszustand der sie pflegenden Arbeiterinnen konnte WEIR (1959) nachweisen, indem er Arbeiterinnen im Frühjahr zunehmend mit Eiweiß fütterte. Dadurch waren sie vorzeitig in der Lage, die Larven, die von ihnen gepflegt wurden, zu einer Ruhepause ihrer Entwicklung zu veranlassen.

Die Ruhepause in der Entwicklung der Larven hat zur Folge, daß die Larven überwintern. Sie kann wieder aufgehoben werden durch einen Anstieg der Temperatur und dadurch, daß die Larven von »Frühjahrsarbeiterinnen« gepflegt werden. Beide Bedingungen sind in der natürlichen Kolonie im Frühjahr erfüllt. – Die Abkühlung der ruhenden Larven im Winter führt dazu, daß sie später eine größere Wachstumsgeschwindigkeit erreichen, was für die Entwicklung der Larven zu Vollweibchen, besonders in der kritischen Periode des 3. Larvenstadiums,

wichtig ist (BRIAN, 1956a). Verpuppungsbereite künftige Königinnen haben ein Gewicht von durchschnittlich 8 mg, entsprechende Entwicklungsstadien künftiger Arbeiterinnen dagegen nur von 4,5 mg im Durchschnitt.

Das letzte Larvenstadium von *Myrmica ruginodis* ist die für die Kastendetermination kritische Entwicklungsstufe. Hier entscheidet es sich, ob aus der Larve ein Vollweibchen oder eine Arbeiterin wird. BRIAN (1954, 1955b, 1956a, 1957) hat daher dieses Stadium besonders gründlich untersucht. Um die einzelnen Zwischenstadien unabhängig von der absoluten Größe der sich entwickelnden Tiere ansprechen zu können, hat er sie in Beziehung gesetzt zu morphologischen Veränderungen, die in der Larve vor sich gehen. Zunächst wandert das Gehirn vom Kopf in den Thorax, dann werden die Beinanlagen zunächst in zwei, später in drei Segmente gegliedert. Bis zur Entwicklungsstufe, auf der das Gehirn die Hälfte seines Weges in den Thorax zurückgelegt hat, ist die Kaste der Larve noch nicht festgelegt. Danach aber, meist wenn das Gehirn 60–80 % seines Weges hinter sich hat, kann die Determination zur Arbeiterin erfolgen. Die Determination zum Vollweibchen findet dagegen erst dann statt, wenn das Gehirn im Thorax liegt und die Beinanlagen schon dreigliedrig sind. Läßt man die Larven in der Zeit zwischen der Determination zur Arbeiterin und der zum Vollweibchen hungern, dann entstehen Zwischenformen zwischen Arbeiterinnen und Vollweibchen.

Obwohl auch die absolute Größe der Larven bedeutsam ist für ihre Entwicklung zu Vollweibchen bzw. Arbeiterinnen, gibt es noch bei den überwinternden Larven Überlappungen. Nach BRIAN (1955b) wiegen die größten Larven, aus denen Arbeiterinnen werden, 1,1 mg, die kleinsten Larven, die noch zu Vollweibchen werden, 0,7 mg. Im Frühjahr ist dann die Wachstumsgeschwindigkeit künftiger Königinnen wesentlich größer, so daß sich das Gewicht der erwachsenen Tiere beider Kasten nicht mehr überschneidet. Im Zusammenhang mit der unterschiedlichen Wachstumsgeschwindigkeit steht der unterschiedliche Entwicklungszustand zwischen Vollweibchen und Arbeiterinnen bei *Myrmica ruginodis*. Arbeiterinnen entstehen hier dadurch, daß ein Teil der Anlagen, die bei den Vollweibchen zur Entwicklung kommen, in ihrer Entwicklung gehemmt werden. Die Anlagen lassen sich in zwei Gruppen einteilen, in die ventralen und in die dorsalen. Die dorsalen, rückenwärts gelegenen Anlagen werden in der weiteren Entwicklung zu Flügeln, Punktaugen und zu Gonaden. Die ventralen dagegen, die Anlagen der Bauchseite also, entwickeln sich zu Beinen, zu Mundwerkzeugen und zum Zentralnervensystem (BRIAN, 1957). Während sich bei Vollweibchen beide Gruppen von Anlagen voll entwickeln, werden in der Entwicklung der Arbeiterinnen die dorsalen Anlagen gehemmt.

Aus diesen Angaben wird schon deutlich, daß nicht alle überwinternden Larven zu Vollweibchen werden. Es muß daher noch weitere Faktoren geben, die auf die Kastendetermination Einfluß nehmen. Solche Faktoren wurden an der mit *Myrmica ruginodis* NYL. eng verwandten Art *Myrmica rubra* L. untersucht (BRIAN, 1963; BRIAN und HIBBLE, 1964). Neben der Anwesenheit der Königin, die eine vierfache Zunahme des Anteils der Arbeiterinnen bewirkt, spielen hier, wie bei den Waldameisen, auch blastogene Faktoren eine Rolle. Je mehr Eier die



*Myrmica*-Königin in einer bestimmten Zeit legt, desto kleiner sind diese Eier. Je kleiner aber die Eier sind, desto geringer ist die Wahrscheinlichkeit, daß daraus Vollweibchen werden. Im natürlichen Jahresablauf der Kolonie beginnt die Königin nach der Winterruhe bei etwa 20°C mit dem Eierlegen. Die Eiproduktion steigt dann rasch an und erreicht nach etwa drei Wochen ein Maximum. Im weiteren Verlauf des Jahres sinkt die Zahl der gelegten Eier allmählich bis zum Ende der Brutperiode. Entsprechend ändert sich die Größe der Eier. Die ersten Eier des Jahres sind die größten. Im Verlauf der ersten drei Wochen nimmt die Eigröße ab und bleibt dann auf einem annähernd konstanten Wert.

Weiterhin beeinflussen die Temperatur und das Alter der Königin die Entwicklung der Larven zu Vollweibchen bzw. Arbeiterinnen. Eine Erhöhung der Temperatur von 22°C auf 24°C bei Larven des frühen dritten Stadiums bewirkt eine achtfache Zunahme des Anteils an Arbeiterinnen aus dieser Brut. Außerdem wirkt sich die Temperatur offenbar auch auf die Legetätigkeit der Königin und auf die von ihr gelegten Eier aus. Bei 20°C legt die Königin weniger Eier als bei 25°C. Läßt man die bei 20°C gelegten Eier sich bei 22°C entwickeln, dann ist ihre Überlebensrate und die Anzahl der daraus entstehenden Vollweibchen größer als bei Temperaturen um 20°C (BRIAN und KELLY, 1967). In Wahlversuchen bevorzugen *Myrmica rubra*-Arbeiterinnen mit ihrer Brut Temperaturen um, aber nicht über 22°C. Sie wählen damit die Temperaturen mit der größten Überlebensrate für die Brut. Ein Hinweis darauf, daß Kolonien, die gut mit Königinnen versorgt sind, für die Entwicklung ihrer Larven höhere Temperaturen wählen und damit mehr Arbeiterinnen und weniger Vollweibchen produzieren, ergab sich in den Wahlversuchen nicht (BRIAN, 1973c).

Das Alter der Königinnen von *Myrmica rubra* spielt insofern eine Rolle, als junge Königinnen relativ mehr Arbeiterinnen produzieren. Auch die Enge des Brutraumes scheint einen Einfluß auf die Kastendifferenzierung zu haben. Je dichter Arbeiterinnen und Brut im Nest beisammen sind, desto weniger Larven werden bei gleicher Eiproduktion großgezogen und desto geringer ist das Wachstum der Larven, was den Anteil der Arbeiterinnen an der sich entwickelnden Brut erhöht (KELLY, 1973).

Die *Myrmica*-Arbeiterinnen können auf verschiedene Weise in die Entwicklung der Brut eingreifen. Sie können durch die Nahrung, die sie verfüttern, das Wachstum der Larven hemmen. In diesem Fall verfüttern sie – bei gleichem Wassergehalt der Nahrung – weniger Eiweiß und erzielen mit dieser ›Schmalkost‹ einen größeren Anteil von Arbeiterinnen an der Brut (BRIAN, 1973b). Außerdem wirken sich Angriffe von Arbeiterinnen auf große, königinnenpotente Larven im Frühjahr in der Weise aus, daß sich die Larven schon bei geringerer Größe verpuppen und somit zu Arbeiterinnen werden. Die Wirkung dieser Angriffe beruht auf Bissen der Arbeiterinnen, die gegen die Kopfregeion der Larven gerichtet sind, und auf der Wirkung von Sekreten der Mandibeldrüse, die u.a. Giftstoffe enthalten (BRIAN, 1973a).

Diese verschiedenen Faktoren, die die Kastendifferenzierung von *Myrmica rubra* beeinflussen, wirken zum größten Teil, wenn nicht alle, über die beiden ant-

agonistischen Hormone **Neotonin** und **Ecdyson** (BRIAN, 1974b). Dabei ist, wie bei allen Insekten, Neotonin das Juvenilhormon, das die Metamorphose hemmt, während Ecdyson nicht nur die Metamorphose fördert, sondern auch den Ablauf der Metamorphose beschleunigt. Die Einflüsse auf die Larven, die zu einer vermehrten Produktion von Ecdyson führen, bewirken damit, daß die Metamorphose zu einem früheren Zeitpunkt und damit bei geringerer Größe der Larven stattfindet, und verringern damit die Wahrscheinlichkeit, daß daraus Vollweibchen entstehen. Die Versuche von BRIAN (1974a), bei denen er Larven von *Myrmica rubra* mit synthetischem Ecdyson behandelt hat, zeigen, daß die Wirkung dieser Behandlung bei größeren Larven, deren Imaginalanlagen sich zu differenzieren beginnen, größer ist als zu einem früheren Zeitpunkt. Die Behandlung der Larven mit juvenilhormonanalogen Substanzen verzögert dagegen die Metamorphose und führt zu einer größeren Anzahl von Vollweibchen.

## 6.4 Die Entstehung der Unterkasten

Über die Entstehung der Unterkasten ist bei Ameisen noch sehr wenig bekannt, und das wenige, was man weiß, bezieht sich zum größten Teil auf die Entstehung der Soldaten. Bei der körnersammelnden Ameise *Pheidole* lassen sich drei verschiedene Larvenstadien unterscheiden, die sich hauptsächlich in der Form der Borsten und der Ausbildung der Mandibel unterscheiden. Vergleicht man die Larven späterer Soldaten mit solchen, aus denen Arbeiterinnen hervorgehen, dann fällt bis zum dritten Larvenstadium kein Unterschied auf. Sowohl die Größe und die Form der Larven, als auch die Zusammensetzung ihrer Blutflüssigkeit (Hämolymphe) gleichen sich anscheinend völlig; erst im Vorpuppenstadium zeigen sich hier Unterschiede (PASSERA, 1974).

Das besagt aber nicht, daß nicht die bestimmenden Einflüsse zur Bildung der Soldaten früher liegen. Nach WILSON (1954) ist die unterschiedliche Ernährung der Larven, bedingt durch die Nahrungskonkurrenz der Brut, ein wichtiger Faktor, und sowohl GOETSCH (1937) als auch PASSERA (1974) sprechen ihr einen wesentlichen Einfluß zu. Gestützt wird diese These durch die Versuche von PASSERA, bei denen verschiedene Larven von *Pheidole pallidula* zum Teil nur mit Honig und zum Teil mit Honig und tierischem Eiweiß gefüttert wurden. Aus den Larven, die nur Honig als Nahrung erhalten hatten, entwickelten sich keine Soldaten, wohl aber aus denen, die auch Eiweißnahrung erhalten hatten. – Auch die Temperatur spielt bei der Entstehung von *Pheidole*-Soldaten eine Rolle. Bei Temperaturen über 24°C erhielt PASSERA aus der Brut einen Anteil von etwa 4 % Soldaten, bei Temperaturen unter 24°C wohl noch Arbeiterinnen, aber keine Soldaten.

Diese Faktoren reichen jedoch nicht aus, um das Entstehen der Soldaten zu erklären; sie stellen zwar notwendige Bedingungen für die Bildung von Soldaten dar, erklären aber nicht den konstanten Anteil von Soldaten, den man unter natürlichen Bedingungen im Freiland findet. Es muß hier ein Regelmechanismus

wirken, der den Anteil der Soldaten an der gesamten Kolonie in etwa konstant hält. Diese Regelung kann über die Ernährung der Larven wirksam werden oder auch über direkte Einflüsse der ausgewachsenen Soldaten auf die sich entwickelnde Brut, wie GREGG (1942) annimmt. GREGG hat bei *Pheidole* gefunden, daß in Kolonien, die nur aus Soldaten bestehen, nur wenige Soldaten aus der Brut hervorgehen, während in solchen Kolonien, die keine Soldaten enthalten, plötzlich sehr viele Soldaten gebildet werden. Er schließt aus seinen Versuchen, daß die Soldaten einer *Pheidole*-Kolonie eine auf die Entwicklung der Larven einwirkende Substanz freisetzen, die die Entwicklung neuer Soldaten hemmt.

Über die Entstehung anderer Unterkasten, etwa über die Entstehung von minima-Arbeiterinnen von *Oecophylla* ist bekannt, daß sie in ihrer Entwicklung ein Larvenstadium auslassen, sich also vorzeitig verpuppen und damit kleiner bleiben (HASKINS, 1970).



## 7 Regelung der Sexualität

Für den Fortbestand der Art ist es entscheidend wichtig, daß die Determination von Larven zu Vollweibchen mit der Entwicklung von Männchen in der Kolonie zeitlich koordiniert ist; und das umso mehr, als bei den meisten Ameisenarten die Männchen relativ kurzlebig sind. Es muß also dafür gesorgt sein, daß die Entstehung von Vollweibchen und die Entwicklung von Männchen zeitlich so weit aufeinander abgestimmt ist, daß eine Begattung zwischen ihnen möglich ist. Das aber heißt nichts anderes, als daß dafür gesorgt sein muß, daß »zur rechten Zeit« ein Teil der gelegten Eier unbefruchtet bleibt.

Bei südamerikanischen Wanderameisen ist die Luftfeuchtigkeit ein entscheidender Faktor für die koordinierte Aufzucht der Geschlechtstiere. SCHNEIRLA (1948) hat durch Freilandbeobachtungen festgestellt, daß nach dem Absinken der Luftfeuchtigkeit, mit beginnender Trockenheit also, die Geschlechtstierbrut entsteht, mit einem großen Anteil von Männchen.

Bei den im gleichmäßigen afrikanischen Tropenklima lebenden Wanderameisen der Gattung *Anomma* läßt sich das regelmäßige Auftreten der Männchen nach RAINIER und v. BOVEN (1955) auf sehr einfache Weise erklären. Der Samenvorrat der Königin erschöpft sich hier noch vor Ende einer jeden Legeperiode, in der mehr als 1 Mio. Eier gelegt werden können. Auf diese Weise bleibt immer ein Teil der Eier unbefruchtet, aus denen sich die Männchen entwickeln, von denen die *Anomma*-Königinnen begattet werden.

Für die Entstehung der Männchen, die sich bei unseren Waldameisen wie die weiblichen Geschlechtstiere aus der ersten Brut des Jahres entwickeln, spielt die Temperatur eine wichtige Rolle. Aus Beobachtungen von Kolonien der Waldameise *Formica polyctena* weiß man, daß sie in der Mehrzahl der Fälle nur eingeschlechtliche Bruten von Geschlechtstieren großziehen (GÖSSWALD, 1951). Die Kolonien dieser Art erzeugen also meist entweder nur weibliche oder nur männliche Geschlechtstiere, abgesehen von den Arbeiterinnen, die später im Jahr großgezogen werden. In den seltenen Fällen der gemischten Geschlechtstierbrut entstehen die Männchen vor den Weibchen.

Für Kolonien, die ausschließlich Männchen produzieren, ist es typisch, daß sie entweder klein sind oder daß ihr Nest an besonders kühlen Stellen liegt. Das Umgekehrte gilt für Kolonien, die ausschließlich Weibchen produzieren. Sie nisten entweder an besonders warmen Stellen, oder es handelt sich bei ihnen auch um besonders große Kolonien. Gemeinsam ist allen Kolonien, die im Frühjahr Männchen produzieren, daß sie die Temperatur im Nest nach der Winterruhe nicht in dem Maße erhöhen können wie solche, die nur Weibchen produzieren. Das ist der Fall bei kleinen Kolonien und auch bei größeren, die an besonders kühlen Stellen nisten.

Auf welche Weise die Temperatur auf die Entstehung von Männchen Einfluß nimmt bzw. wie durch Temperatureinflüsse ein Teil der Eier unbefruchtet bleibt, zeigen die Untersuchungen von GÖSSWALD und BIER (1957) an der Waldameise *Formica polyctena*. Danach beginnen die Königinnen von *Formica polyctena* bei

Temperaturen über 15°C mit dem Eierlegen. Liegt die Temperatur nur knapp über 15°C, etwa im Bereich zwischen 15 und 21°C, dann setzt die Tätigkeit der »Spermapumpe« später ein als die Legetätigkeit; das führt dazu, daß entweder ein Teil oder alle Winterer unbefruchtet abgelegt werden. Der Begriff »Spermapumpe« ist hier allerdings in einem sehr weiten Sinn gebraucht. Er bezeichnet lediglich einen noch unbekannten Mechanismus, durch den die Spermien aus der Samentasche (Receptaculum seminis) in den Eileiter (Oviduct) befördert werden und hier Kontakt mit den Eiern bekommen. Ob es sich dabei wirklich um einen Pumpvorgang handelt oder ob die Spermien durch Sekrete der Anhangsdrüsen aktiviert, selbständig das Receptaculum seminis verlassen, weiß man noch nicht. Gesichert ist nur, daß die Spermien die Samentasche erst bei höheren Temperaturen verlassen, als zum Eierlegen notwendig sind. Dadurch sind meist die ersten Eier, die von den Königinnen nach der Winterruhe gelegt werden, unbefruchtet und entwickeln sich zu Männchen. Dieser Umstand erklärt auch die Beobachtung, daß in Kolonien mit gemischter Geschlechtstierbrut die Männchen vor den Weibchen entstehen.

Die synchronisierte Aufzucht von Männchen und Weibchen hat ihre Ursache bei *Formica polyctena* – nach SCHMIDT, 1972 – außerdem darin, daß die Larven männlicher Geschlechtstiere wie die Larven weiblicher Geschlechtstiere von »Frühjahrsarbeiterinnen« ernährt werden müssen. Schließlich sorgt für die synchrone Entwicklung der beiden Geschlechtstiere noch der Umstand, daß sich die Männchen nur aus Winteriern entwickeln. Unbefruchtete Sommereier entwickeln sich nicht weiter.

Bei der monogynen *Myrmica sulcinodis* entstehen die Geschlechtstiere wahrscheinlich nur in alten Kolonien, während in jüngeren Kolonien nur Arbeiterinnen produziert werden. In dem Maße nämlich, in dem die Kolonie ihre maximale Größe erreicht hat und die Königin »altert«, verliert diese an Einfluß auf die Kastendetermination der Brut. Das führt dazu, daß zunehmend auch weibliche Geschlechtstiere entstehen. Männchen entstehen in dieser Art wahrscheinlich nur aus Arbeiterinneneiern in Kolonien, die keine Königin mehr enthalten (ELMES, 1974).

Auch bei der ebenfalls zu den Myrmicinen gehörenden *Leptothorax recondens* entstehen die Männchen offenbar ausschließlich aus den unbefruchteten Arbeiterinneneiern. In weiselrichtigen Kolonien legen die *Leptothorax*-Arbeiterinnen nur trophische Eier, die nicht der Fortpflanzung, sondern der Ernährung der Kolonie dienen. Nur zu einer bestimmten Zeit des Jahres, unmittelbar nach der Winterruhe, ist das anders. Während dieser nur wenige Wochen dauernden Periode legen die Arbeiterinnen entwicklungsfähige Eier und sichern damit den jährlichen Bedarf an Männchen. Offenbar bringt es der physiologische Zustand der Königinnen unmittelbar nach der Winterruhe mit sich, daß sie ihre fertilitätshemmende Wirkung auf ihre Arbeiterinnen vorübergehend einbüßen und diesen damit die Möglichkeit geben, entwicklungsfähige Eier zu legen (DEJEAN und PASSERA, 1974). Der Zeitpunkt, zu dem in *Leptothorax*-Kolonien die Legetätigkeit nach der Winterruhe beginnt, ist übrigens außerordentlich früh und fällt ge-

wöhnlich noch in den Winter. Königinnen von *Leptothorax* beginnen schon bei 7,5°C und ihre Arbeiterinnen bei 10°C mit dem Eierlegen (PASSERA und DE-JEAN, 1974).



## 8 Koloniegründung

Ameisenweibchen ziehen sich häufig nach der Begattung in eine Brutkammer zurück und gründen dort ohne fremde Hilfe ihre Kolonie (Selbständige Koloniegründung). Wie häufig sie zuvor begattet werden, läßt sich für Ameisen nicht generell sagen. *Myrmica rubra* z.B. sucht unmittelbar nach einer einmaligen Begattung eine Brutkammer auf (BRIAN und BRIAN, 1955), während man bei anderen Arten entweder aus dem Vergleich der Spermienmengen von Männchen und begatteten Weibchen oder aus unmittelbarer Beobachtung weiß, daß die Weibchen mehrfach begattet werden. Das gilt z.B. für die Blattschneiderameise *Atta sexdens* (KERR, 1962) und für die amerikanische Sklavenhalterin *Polyergus lucidus* (MARLIN, 1971).

Bei der Waldameise *Formica rufa* hat MARIKOVSKY in Westsibirien beobachtet, daß auch flügellose Weibchen, die als Königinnen schon Eier gelegt haben, zur Zeit des Hochzeitsschwarms das Nest verlassen und auf dem Boden erneut von Männchen begattet werden können. Meist werden sie aber am Verlassen des Nestes gehindert, indem die Arbeiterinnen den Königinnen winzige Dosen Ameisensäure auf ihre Mundwerkzeuge spritzen.

Auch Männchen können sich mehrmals erfolgreich paaren, wie man von den sozialparasitischen Ameisen *Anergates*, *Teleutomyrmex* und *Harpagoxenus* weiß. Eine mehrfache Paarung von Männchen scheint überall dort möglich zu sein, wo die Weibchen eine zahlenmäßig geringe Nachkommenschaft produzieren (BUSCHINGER, 1970).

Die Gründung einer neuen Kolonie ist für die meisten Ameisen mit zahllosen Gefahren verbunden. Schon während des Hochzeitsfluges können die Geschlechtstiere zur Beute verschiedenartiger Räuber werden, die den fliegenden Ameisen auflauern. Wenn die Weibchen den Hochzeitsflug unbeschadet überstanden haben, warten auf sie nicht nur Gefahren durch weitere Räuber, sondern auch unsichere Aussichten auf geeignete Nistplätze. Und selbst solche Weibchen, die schließlich einen Nistplatz gefunden haben, sind noch nicht sicher. Sie können auch in ihrer Brutkammer noch erbeutet werden oder auch die Konkurrenz etablierter Kolonien zu spüren bekommen. Die Konkurrenz zwischen etablierten Kolonien und jungen koloniegründenden Weibchen geht z.B. aus den Untersuchungen von BRIAN (1955a, 1956b,c) hervor, der für die Gattungen *Formica* und *Myrmica* gezeigt hat, daß die Anzahl koloniegründender Weibchen und junger Gründungskolonien mit steigender Zahl etablierter Kolonien abnimmt. Aggressivität zwischen den Arbeiterinnen älterer Kolonien und jungen Weibchen der eigenen Art herrscht auch bei *Lasius niger* und *Lasius flavus* (PONTIN, 1960a), bei der Waldameise *Formica rufa* (MARIKOVSKY, 1962) und bei den amerikanischen Ernteameisen *Pogonomyrmex barbatus*, *P. rugosus* und *P. maricopa* (HÖLLDOBLER, 1976a). In den meisten Fällen werden koloniegründende Weibchen in der Nähe artgleicher etablierter Kolonien sehr rasch entdeckt und von den Arbeiterinnen dieser Kolonien ergriffen und getötet. Bei den *Pogonomyrmex*-Arten, die HÖLLDOBLER (1976a) untersucht hat, verlaufen solche Zwischenfälle dage-

gen meist unblutig (s.u.). *Novomessor cockerelli*, eine ebenfalls körnersammelnde Art, erbeutet dagegen sehr häufig schwärmende Weibchen und auch Männchen von *Pogonomyrmex*-Arten und trägt sie als Nahrung ein (HÖLDOBLER, 1976a).

Für die nach Nordamerika eingewanderte Feuerameise *Solenopsis invicta* untersuchten WHITCOMB et al. (1973) die verschiedenen Gefahrenquellen durch Räuber bei jungen Weibchen vom Beginn des Hochzeitsschwarms bis zum Schlüpfen der ersten Arbeiterinnen. Danach sind es zunächst eine Reihe von Libellen- und Vogelarten, die den fliegenden Ameisen folgen und sie erbeuten. Nach dem Hochzeitsflug werden die begatteten Weibchen auf dem Boden hauptsächlich von Ameisen – auch ihrer eigenen Art – angegriffen, außerdem von Spinnen, Ohrwürmern und Käfern. In der Brutkammer schließlich können die Weibchen noch von Ameisen (z.B. *Lasius neoniger*), von Ohrwürmern und von Vögeln (Wachteln) erbeutet werden. Nach der Schätzung von WHITCOMB und seinen Mitarbeitern (1973) fallen mehr als 99 % der weiblichen Geschlechtstiere allein Räubern zum Opfer. Nach EVANS und EBERHARD (1970) gibt es auch Grabwespen (Spheciden), wie z.B. *Aphilanthops frigidus*, deren aktive Periode mit dem Hochzeitsflug von *Formica fusca* und verwandten Arten zusammenfällt und die ausschließlich junge geflügelte Weibchen als Larvennahrung eintragen.

Neben der unabhängigen Koloniegründung durch isolierte Weibchen sind bei Ameisen verschiedene Formen der abhängigen Koloniegründung verwirklicht. Hier werden die jungen Weibchen schon vom Beginn der Koloniegründung an durch Arbeiterinnen ihrer eigenen Art unterstützt. Bei zeitweilig oder permanent sozialparasitischen Ameisen vollzieht sich die Koloniegründung in Nestern von artfremden Ameisen.

## 8.1 Unabhängige Koloniegründung

Die generalisierteste Form unabhängiger Koloniegründung findet man bei den Myrmeciinen und den Ponerinen. Die größeren Arten der Gattung *Myrmecia*, wie z.B. *Myrmecia forficata* (CLARK, 1934), *Myrmecia pyriformis* (TEPPER, 1882), *Myrmecia gulosa* (FROGATT, 1915, nach WHEELER, 1933) und *Myrmecia vindex* und *Myrmecia inquilina* (HASKINS und HASKINS, 1964) veranstalten Hochzeitsflüge, bei denen die Weibchen zum Teil in Schwärmen, zum Teil aber auch einzeln fliegen. Bei *Myrmecia regularis* und *Myrmecia tarsata* sind die Flügel der Weibchen so weit reduziert, daß sie zum Fliegen ungeeignet sind; sie werden kurz nach dem Schlüpfen abgebrochen (HASKINS und HASKINS, 1955; HASKINS, 1970). Die Weibchen dieser Arten laufen, ebenso wie die Weibchen der völlig flügellosen *Myrmecia aberrans* zunächst in der Umgebung des Nestes herum und werden dort von den flugfähigen Männchen aufgespürt und begattet.

Die begatteten *Myrmecia regularis*-Weibchen höhlen (nach WHEELER, 1932 und 1933) eine große, flache Zelle unter einem Stein aus und schließen sich darin völlig von der Außenwelt ab. Vom Boden dieser Kammer aus graben sie einen

*mi hi Ah!*

senkrechten Gang, der in einer zweiten, aber kleineren Kammer endet (Abb. 8.1). Diese zweite Kammer wird bei Gefahr oder auch bei zu großer Hitze aufgesucht. In diesem für die Myrmeciinen typischen zweikammerigen Nest bleiben die Weibchen allerdings nicht beständig eingeschlossen. Einige der von HASKINS und HASKINS (1955) beobachteten *Myrmecia regularis*-Weibchen ließen auch beständig einen Spalt offen. Alle aber verließen jeden Abend ihr Nest, holten sich Zuckernahrung und kehrten sofort wieder in ihr Nest zurück.

Nach etwa einem Monat, während des australischen Hochsommers im November oder Dezember, legen die *Myrmecia*-Weibchen ihre Eier. Diese Eier halten nicht in Klumpen zusammen, wie man es bei den »höheren Ameisen« beobachtet, sondern liegen einzeln in der Brutkammer verstreut. Unmittelbar nach dem Schlüpfen der Larven gehen die Weibchen dazu über, auch Insekten zu erbeuten und sie als Nahrung einzutragen. Nach den Beobachtungen von WHEELER (1932) sind diese Insekten die einzige Nahrung der sich entwickelnden Larven. HASKINS und WHELDEN konnten aber 1954 durch angefärbte Zuckerlösung zei-

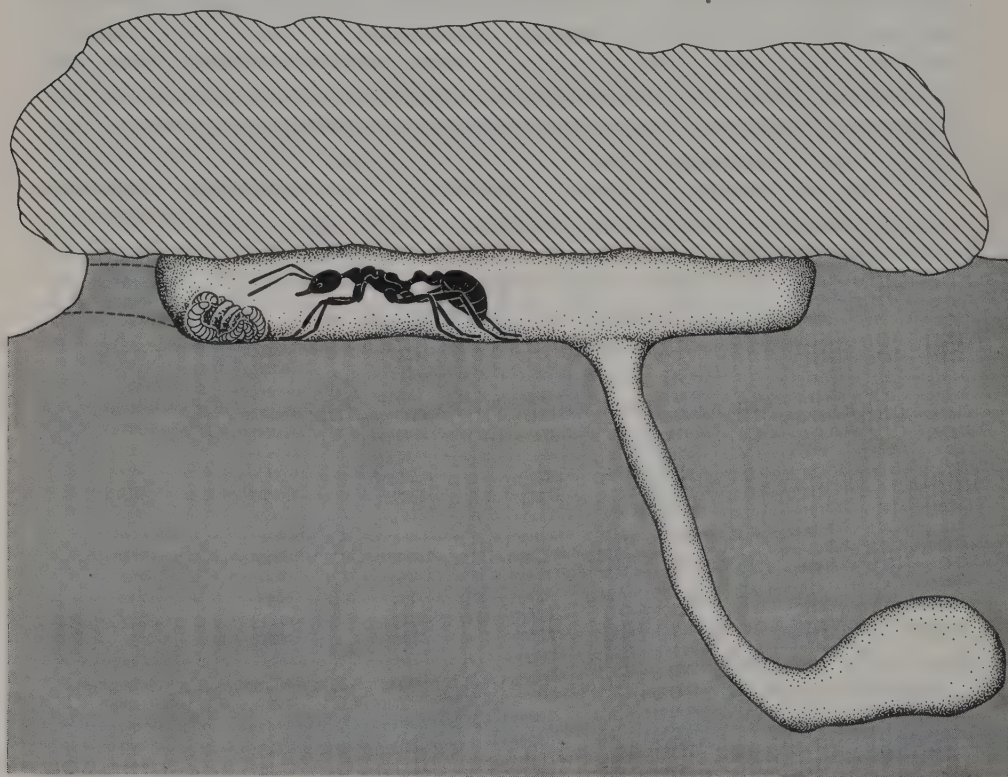


Abb. 8.1: Weibchen von *Myrmecia regularis* in ihrer Brutkammer unter einem Stein bei der Koloniegründung (nach WHEELER, 1933)



gen, daß die Weibchen auch flüssige Nahrung aus ihrem Kropf an die Larven weitergeben.

Gegen Ende ihrer Entwicklung werden die Larven mit Erde bedeckt, an die sie ihre Fäden zum Bau des Puppenkokons anheften können. Die fertig entwickelten Arbeiterinnen werden von den Weibchen später aus ihrem Kokon befreit. Die jungen *Myrmecia*-Arbeiterinnen verlassen schon nach wenigen Stunden das Nest und tragen Nahrung ein. In dem Maße, in dem die jungen Arbeiterinnen diese Aufgabe übernehmen, unterläßt die junge Königin ihre Ausflüge und bleibt in der voll entwickelten Kolonie wahrscheinlich immer im Nest.

Die selbständige Koloniegründung der urtümlichen Ponerinen geschieht im wesentlichen nach dem gleichen Muster. Das geht etwa aus den Versuchen von WHEELER (1933) an *Amblyopone australis* hervor. Die zu den höher entwickelten Ponerinen zählende *Brachyponera lutea* dagegen zeigt als einzige bisher bekannte Ponerine eine »klausurale Koloniegründung« (HASKINS und HASKINS, 1950), wie sie besonders für viele Formicinen typisch ist.

Über die selbständige Koloniegründung unserer einheimischen Ameisen berichten hauptsächlich GOULD (1747), HUBER (1810), EIDMANN (1926, 1928a, 1931, 1943), MEYER (1927), STÄGER (1929), GOETSCH und KÄTHNER (1938), HÖLLDOBLER (1936, 1938b, 1950) WALOFF (1957), ANDRASFÁLVY (1961), LE MASNE und BONAVIDA (1967), BUSCHINGER (1968d) u.a.. Nach diesen Untersuchungen ist die am weitesten entwickelte Art der selbständigen Koloniegründung die »klausurale« Form, die bei den Arten *Lasius niger*, *Lasius flavus*, *Formica fusca*, *Camponotus herculeanus*, *Camponotus ligniperda*, *Tapinoma erraticum*, *Tetramorium caespitum*, *Solenopsis fugax*, *Leptothorax unifasciatus* und *Prenolepis imparis* nachgewiesen wurde. Die begatteten Weibchen ziehen sich, wie auch die *Myrmica*-Weibchen, in einen Brutkessel zurück, den sie allseitig abdichten und während der gesamten Zeit der Koloniegründung nicht verlassen. Erst die frischgeschlüpften Arbeiterinnen der jungen Kolonie öffnen die Brutkammer und sorgen für frische Nahrung.

Der besondere Vorteil dieser klausuralen Form der Koloniegründung besteht darin, daß die nicht auf Nahrungssuche gehenden Weibchen weniger Gefahr laufen, entdeckt und erbeutet zu werden. Andererseits aber verlangt diese Art der Koloniegründung von den Weibchen, daß sie u.U. sehr lange warten müssen, bis die ersten Arbeiterinnen schlüpfen und für neue Nahrung sorgen. Im Labor hat man die Hungerkünste koloniegründender Weibchen beobachtet und festgestellt, daß sie weit über ein Jahr ohne Nahrung auskommen können.

Noch erstaunlicher als die Genügsamkeit der koloniegründenden Weibchen ist es, daß sie unter diesen Umständen Eier legen und ihre erste Brut nur mit den eigenen Nahrungsreserven großziehen können. Das gelingt freilich nur solchen Arten, bei denen die Weibchen um vieles größer als die Arbeiterinnen sind (Abb. 8.2). Zur Ernährung ihrer ersten Brut dienen den Weibchen die Nahrungsreserven ihrer Fettkörper und ihre Flugmuskeln, die nach dem Hochzeitsflug und dem Abbruch der Flügel ohnehin nicht mehr zum Fliegen gebraucht werden. Der größte Teil der Eier und der entstehenden Larven wird von der Königin verzehrt

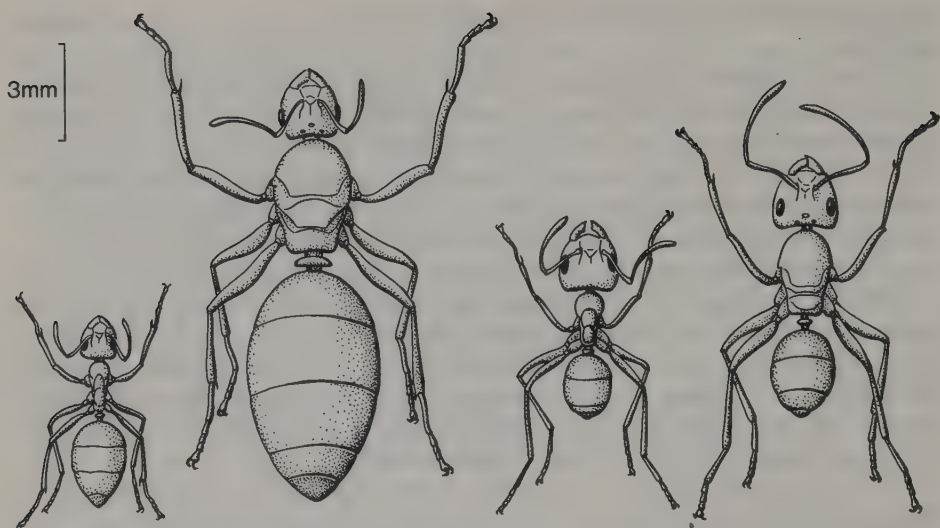


Abb. 8.2: Größenunterschied zwischen Arbeiterinnen und Weibchen bei einer selbständig koloniegründenden Art (*Lasius niger*, links) und einer sozialparasitisch koloniegründenden Art (*Lasius fuliginosus*, rechts) (nach EIDMANN, 1926, verändert)

und dient als Nahrung für die wenigen Larven, die sich weiterentwickeln und schließlich verpuppen. Bei einigen Arten wird die Brut auch ohne Umweg über den Kropf der Königin an die Larven verfüttert. Es kommt auch vor, daß sich die Larven selber bedienen und ihre Gefährten auffressen, wie es EIDMANN (1929b) bei *Formica fusca* beobachtet hat.

Die ersten Arbeiterinnen der jungen Kolonie sind besonders winzig und wesentlich kleiner als die Arbeiterinnen, die in einer voll etablierten Kolonie heranwachsen. Es liegt nahe, diese geringe Körpergröße auf die kümmerliche Ernährung während der Koloniegründung zurückzuführen, was allerdings nicht generell gesichert ist. Bei *Lasius niger* hat man z.B. gefunden, daß die Eier eines koloniegründenden Weibchens in einer großen Kolonie auch keine größeren Arbeiterinnen ergaben als in der Gründungskolonie. Und bei der sklavenhaltenden Ameise *Harpagoxenus* fanden BUSCHINGER und WINTER (1975), daß die ersten Arbeiterinnen auch dann kleiner waren, wenn von Anfang an genügend Sklaven und ausreichend Nahrung zur Verfügung standen. Bei der Ponerine *Odontomachus* sind die Erstlingsarbeiterinnen deshalb kleiner, weil sie ein Larvenstadium auslassen. Sie verpuppen sich in der Gründungskolonie schon nach dem dritten statt nach dem vierten Larvenstadium (LEDOUX, 1952).

Im Unterschied zur Koloniegründung durch isolierte Weibchen kommt es auch vor, daß sich mehrere Weibchen zusammenschließen und gemeinsam eine Kolonie gründen. Eine solche Pleometrose findet man häufig bei der unterirdisch lebenden gelben *Lasius flavus* (EIDMANN, 1926), bei *Lasius niger* (EIDMANN, 1926; DONISTHORPE, 1927), aber auch bei weiteren Arten, wie der Feuerameise *Solenopsis invicta* (MARKIN et al., 1972). Die Vorteile der Pleometrose für *Lasius*

*flavus* gehen aus den Untersuchungen von WALOFF (1957) hervor; bei Gruppen koloniegründender Weibchen war die Sterblichkeit der Weibchen geringer, und die Aufzucht der ersten Arbeiterinnen erfolgte rascher als bei einzelnen Weibchen. Auch bei *Camponotus vagus* wurden Vorteile einer gemeinsamen Koloniegründung erwiesen. Nach STUMPER (1962) zeigen zwei gemeinsam koloniegründende Weibchen eine größere Legetätigkeit und entwickeln mehr Brutpflegeaktivität als einzelne Weibchen. Dennoch aber werden unter natürlichen Bedingungen Kolonien von *Camponotus vagus* meist durch einzelne Weibchen gegründet (BENOIS, 1972a).

Da in etablierten Kolonien von *Lasius flavus* nur eine fortpflanzungsfähige Königin lebt, muß im Laufe der Koloniegründung durch Weibchengruppen der Übergang von der Pleometrose zur Monogynie erfolgen. Das geschieht in den meisten Fällen dadurch, daß sich die junge Kolonie entsprechend der Anzahl ihrer koloniegründenden Weibchen aufteilt. Nach WASMANN (1910a) geschieht das schon zu der Zeit, wenn die ersten Larven entstanden sind. Nach den Beobachtungen von WALOFF (1957) erfolgt die Teilung der jungen Kolonie dagegen später, gewöhnlich dann, wenn sich die ersten Larven verpuppen.

Bei *Lasius niger* entscheidet ein Kampf zwischen den koloniegründenden Weibchen darüber, welche von ihnen als alleinige Königin der Kolonie erhalten bleibt. Auch bei den Roßameisen wird die Monogynie durch den Kampf zwischen den Weibchen hergestellt (HÖLDOBLER, 1962). Die bei uns heimischen Roßameisen, vor allem *Camponotus herculeanus*, leben im Inneren lebender Bäume, wobei ein Nest viele Bäume umfassen kann (s.u.). Unter diesen Bedingungen kann es passieren, daß sich die Königinnen nie begegnen und somit mehrere Königinnen in der Kolonie leben.— Bei der Knotenameise *Sphaerocrema striatula* dagegen sorgen, wie auch in etablierten Kolonien von *Lasius*, die Arbeiterinnen dafür, daß immer nur eine Königin in der Kolonie bleibt. Hier sind es also die Arbeiterinnen, die die Monogynie aufrechterhalten, indem sie alle weiteren fortpflanzungsfähigen Weibchen töten (SOULIÉ, 1964).

Andere einheimische Ameisenarten, wie vor allem *Ponera*-, aber auch die meisten *Myrmica*-Arten gründen ihre Kolonien nach dem Muster der Myrmeciinen. Die Nahrungsreserven der Weibchen sind hier nicht so groß, als daß sie ohne weitere Nahrung die erste Brut großziehen könnten. Sie sind darauf angewiesen, während der Koloniegründung Nahrung zu sich zu nehmen, wie das HÖLDOBLER (1938b) für *Myrmica laevinodis* und *Myrmica lobicornis* gezeigt hat.

*Myrmica laevinodis*-Weibchen werden häufig schon im Nest begattet. Danach schließen sie sich sowohl einzeln wie auch in Gruppen zu mehreren Weibchen in einem Kessel ein, den sie aber regelmäßig zur Nahrungssuche verlassen. Vor allem das Eierlegen im folgenden Frühjahr scheint nur möglich zu sein, wenn die Weibchen zuvor Nahrung zu sich genommen haben. Auch bei *Manica rubida*, der größten unserer Knotenameisen, ist die selbständige Koloniegründung nicht möglich, ohne daß die Weibchen mehrmals auf Nahrungssuche gehen. Das haben LE MASNE und BONAVITA (1967) entgegen der gegenteiligen Annahme von EIDMANN (1926) gezeigt.



Besonderheiten bei der unabhängigen Koloniegründung zeigen vor allem solche Arten, die auf eine bestimmte Nahrung spezialisiert sind. Das gilt z.B. für die südamerikanischen Blattschneiderameisen der Gattung *Atta*, die auf Pflanzenmaterial einen bestimmten Pilz kultivieren und wahrscheinlich ausschließlich von Produkten dieses Pilzes leben (s.u.). Die Weibchen von *Atta sexdens* nehmen nun einige Mycelien-Fragmente des heimischen Pilzgartens in ihrer »Infrabuccaltasche«, dem hinteren Ende der Mundhöhle (vgl. Abb. 1.4), auf den Hochzeitsflug mit (v. IHERING, 1898). Mit diesem rein vegetativen Kulturansatz ihres Pilzes unterscheiden sich die *Atta*-Weibchen von einigen Käfern und Termiten, die Sporen ihres Pilzes transportieren (WEBER, 1972b).

Den Verlauf der selbständigen Koloniegründung von Blattschneiderameisen hat als erster HUBER (1905) bei *Atta sexdens* genauer untersucht. Danach graben sich die *Atta*-Weibchen in einen Brutkessel ein und sorgen zunächst für das Gedeihen ihres Pilzes. Die ersten Eier werden etwa 3 Tage nach dem Eingraben des Weibchens abgelegt, wenn die Pilzkugel schon zarte, nach allen Richtungen ausstrahlende Fäden zeigt. In den folgenden 10–12 Tagen legt das Weibchen täglich etwa 10 Eier, die zunächst getrennt vom Pilzgarten gelagert werden. Nach 8–14 Tagen aber, wenn das Pilzgeflecht einen Durchmesser von etwa 1 cm erreicht hat, werden die Eier darauf deponiert. Von diesen Eiern kommen aber bei weitem nicht alle zur Entwicklung. Über 90 % von ihnen werden als Nahrung von den Weibchen verzehrt oder an die Larven verfüttert. Dabei drückt das Weibchen die Eier den Larven auf die Mundwerkzeuge und läßt sie von diesen aussaugen. Diese Eier stellen die einzige Larvennahrung während der Koloniegründung dar; während dieser Zeit wird das Pilzmaterial nicht angerührt. Erst die Arbeiterinnen, die zwischen dem zweiten und dem dritten Monat nach Beginn der Koloniegründung schlüpfen (Abb. 8.3), beginnen Pilzmaterial zu verzehren.— BAZIRE-



Abb. 8.3: Junge Kolonie einer Blattschneiderameise (*Atta*) mit Königin, Erstlingsarbeiterinnen und Pilzgarten (nach WEBER, 1972, verändert)

BENAZET hat 1957 entdeckt, daß die koloniegründenden *Atta*-Weibchen zwei verschiedene Typen von Eiern legen, entwicklungsfähige und außerdem besonders große Eier, die nur als Nahrung dienen. Diese übergroßen Eier entstehen durch Verschmelzen mehrerer Eier und werden als »Omeletts« bezeichnet.

Eine pleometrotische Variante dieser Koloniegründung zeigt die in Argentinien vorkommende Blattschneiderameise *Acromyrmex lundii*, bei der sich mehrere Weibchen zur Koloniegründung zusammenschließen und einen gemeinsamen Pilzgarten anlegen (WEBER, 1972b).

Ebenfalls auf eine besondere Nahrung ist die auf Sumatra lebende *Acropyga paramaribensis* spezialisiert, die ausschließlich von den Ausscheidungen der Schildlaus *Pseudorhizoecus coffea* lebt. Die schwärmenden *Acropyga*-Weibchen nehmen eine begattete Schildlaus zwischen ihren Mandibeln mit und setzen sie nach ihrem Hochzeitsflug an die Wurzel einer Kaffeepflanze. Danach erst beginnt die unabhängige Koloniegründung, wenn die sich vermehrende Schildlaus für Nahrung sorgt (BÜNZLI, 1935).

## 8.2 Abhängige Koloniegründung

Bei der abhängigen Koloniegründung wird die junge Königin von Anfang an durch Arbeiterinnen der eigenen Art unterstützt. Eine solche Koloniegründung wird für einige Arten der Gattung *Carebara* vermutet, die in tropischen Gebieten Afrikas vorkommen. Diese Arten leben meist als Diebsameisen (s.u.) in Bauten von Termiten. Auffallend ist in der Gattung *Carebara* der extreme Größenunterschied zwischen den winzigen gelben Arbeiterinnen und den um vieles größeren Geschlechtstieren. Nach ARNOLD (WHEELER, 1923) sollte es den Weibchen daher schwerfallen, während der Koloniegründung ihre um so vieles kleinere Brut zu ernähren. Tatsächlich fand auch WHEELER – ebenso wie vor ihm ARNOLD –, daß die jungen Weibchen auf ihrem Hochzeitsflug von Arbeiterinnen begleitet werden, die sich an den dicht behaarten Tarsen ihrer Beine festbeißen (Abb. 8.4). ARNOLD vermutete, daß diese Arbeiterinnen den jungen Königinnen bei der Koloniegründung behilflich sind, vor allem dadurch, daß sie die erste Brut ernähren. Inwieweit die *Carebara vidua*-Weibchen tatsächlich auf die Hilfe dieser wenigen mittransportierten Arbeiterinnen bei der Koloniegründung angewiesen sind, weiß man nicht, da die Koloniegründung dieser Art noch niemand beobachtet hat. Für *Carebara lignata* allerdings, die LOWE (1948) in Malaysia untersuchte, konnte gezeigt werden, daß die Weibchen unter natürlichen Bedingungen auch ohne die Hilfe von Arbeiterinnen ihre Kolonien gründen. Die Weibchen dieser Art nehmen keine Arbeiterinnen auf ihren Hochzeitsflug mit, und sie sind im Vergleich zu ihren Arbeiterinnen sogar noch größer als die Weibchen von *Carebara vidua*. *Carebara lignata* ist 19 mm lang und hat 1,5 mm lange Arbeiterinnen, die Länge der *Carebara vidua*-Königinnen beträgt 24 mm, die ihrer Arbeiterinnen 2 mm.

Sicherer ist die abhängige Koloniegründung bei *Odontomachus haematodes*



Abb. 8.4: Weibchen von *Carebara vidua*, die auf ihren Hochzeitsflug Arbeiterinnen (an den Beinen hängend) mitnimmt (nach WHEELER, 1923, verändert)

(Ponerine) belegt, die COLOMBEL (1970a, 1970b, 1971b, c, d, 1972a, b, c) untersucht hat. Die Weibchen von *Odontomachus* können auch selbständig ihre mit 300 Arbeiterinnen verhältnismäßig kleinen Kolonien gründen. In der Natur kommt es aber häufig vor, daß die koloniegründenden Weibchen von Arbeiterinnen der eigenen Art gefunden werden, die sich mit den Weibchen zu einer Kolonie zusammenschließen und gemeinsam die erste Brut großziehen. Die Attraktivität der jungen Kolonie für weitere Arbeiterinnen läßt dann nach, wenn ein Zahlenverhältnis zwischen Arbeiterinnen und Königin von etwa 85 : 1 erreicht ist, das COLOMBEL auch in älteren Kolonien fand. Diese Art der abhängigen Koloniegründung wird auch als »Pfropfung« bezeichnet und wurde schon von MARLIN (1968) für die amerikanische Sklavenhalterin *Polyergus lucidus* beschrieben.

Die abhängige Koloniegründung von *Aphaenogaster senilis*, die von LEDOUX (1971, 1973) untersucht wurde, geschieht auf andere Weise. Bei dieser Art entstehen neue Kolonien dadurch, daß sich bestehende Kolonien teilen. Ohne daß eine Nachfolgerin entstanden ist, zieht die alte Königin mit etwa 150 bis 250 Arbeiterinnen aus dem Nest aus und siedelt sich in der Umgebung an. In der alten Kolonie, in der nun der Einfluß der Königin fortgefallen ist, werden aus einem Teil der Brut weibliche Geschlechtstiere, von denen schließlich eines als begatte-



tes Weibchen die Nachfolge der alten Königin antritt. Es wird von einem Männchen begattet, das aus der Brut der verbliebenen Arbeiterinnen hervorgegangen ist.

Auch bei den afrikanischen Dorylinen der Gattung *Anomma* entstehen neue Kolonien durch Teilung (RAIGNIER, 1959, 1972), die allerdings die Anwesenheit männlicher Brut voraussetzt. Männliche Geschlechtstiere können zwar das ganze Jahr über entstehen, sie treten aber während des letzten Drittels der trockenen Jahreszeit gehäuft auf. Nun führt aber nicht jedes Auftreten männlicher Brut zu einer Teilung und nicht jede Teilung notwendigerweise zu einer Neugründung. Eine Neugründung ist nur dann möglich, wenn zuvor eine neue Königin entstanden ist. Die Vorgänge, die zur Entstehung junger Königinnen und zu Koloniegründungen führen, sind folgende: Die männliche Brut von *Anomma* enthält weit mehr Futter als die zahlenmäßig größere Gruppe der Arbeiterinnenlarven. Ein befruchtetes Ei – oder auch mehrere –, das sich zu dieser Zeit in der Kolonie entwickelt, partizipiert von der reichhaltigeren Nahrung und wird unter diesem Einfluß zum weiblichen Geschlechtstier, das etwa 14 Tage vor den Männchen schlüpft. Um diese neue Königin und um die männlichen Puppen sammeln sich Arbeiterinnen, die sich allmählich vom Rest der Kolonie absondern. Nach dem Schlüpfen neuer Arbeiterinnen zieht die alte Königin mit ihrem Anhang weiter und läßt die neue Königin mit ihrem Gefolge zurück. Die neue Königin wird nach dem Schlüpfen der Männchen begattet und beginnt mit dem Eierlegen.

Die zu den Ponerinen gehörende Gattung *Rhytidoponera* wurde als Beispiel dafür genannt, daß bei einigen ihrer Arten »Arbeiterinnen« begattet werden und damit der Kolonie als funktionelle Königinnen dienen. Bei *Rhytidoponera convexa* zählte WHELDEN (1957) in einer Kolonie 8 % begatteter Arbeiterinnen, bei *Rhytidoponera inornata* 2,3 % und bei *Rhytidoponera metallica* 5,4 % (WHELDEN, 1957, 1960). Es wurden zwar bei *Rhytidoponera metallica* auch Vollweibchen gefunden, die aber sehr gebrechlich und den Aufgaben einer selbständigen Koloniegründung nicht gewachsen sind. Neue Kolonien entstehen bei diesen Arten durch Teilung, indem ein Teil der begatteten und der unbegatteten Arbeiterinnen auszieht und sich als eigene Kolonie selbständig macht (HASKINS, 1970).

Neugründungen durch Teilungen alter Kolonien findet man auch bei polygyenen einheimischen Arten, bei denen begattete Weibchen nach ihrem Hochzeitsflug in die Mutterkolonie aufgenommen werden. Das gilt z.B. für die Waldameisenarten *Formica polyctena*, *Formica lugubris*, *Formica aquilonia* und *Formica (Coptoformica) exsecta* (GÖSSWALD und SCHMIDT, 1959), für die Pharaoameise *Monomorium pharaonis* (PEACOCK et al., 1955), für einige *Crematogaster*-Arten (SOULIÉ, 1962) und für *Myrmica rubra* (BRIAN und BRIAN, 1955). Bei *Myrmica rubra* gibt es, wie BRIAN und BRIAN gezeigt haben, zwei unterschiedlich große Weibchenformen, Mikro- und Makrogyne. Während die Weibchen der makrogynen Form nach dem Hochzeitsflug selbständig neue Kolonien gründen, kehren die Mikrogynen wieder in ihre Mutterkolonie zurück.

Die Teilung polygyner Waldameisenkolonien wurde schon von BRUN (1910), und später von vielen anderen Autoren beschrieben. Dabei zieht ein Teil der Kö-

niginnen mit Arbeiterinnen und Brut aus dem alten Nest aus und legt in der Nähe ein Zweignest an. Diese Zweignestbildungen der Waldameisen unterscheiden sich erheblich vom Schwärmen der Honigbiene. Während die schwärmenden Bienen mit ihrer noch unbegatteten Königin den Stock endgültig verlassen und somit jede Bindung an den alten Stock erlischt, ist der Auszug der Ameisen und die Gründung der Zweigkolonie ein Vorgang, der sich über Tage und Wochen erstrecken kann. In dieser Zeit laufen Arbeiterinnen zwischen dem Mutternest und dem neuen Nistplatz geschäftig hin und her und transportieren Brut und auch Nestgenossen in das neue Domizil. Mitunter erfolgt der Transport auch wieder in die entgegengesetzte Richtung.

Beim Beginn eines solchen Umzugs läßt sich noch nicht mit Sicherheit sagen, zu welchem Ergebnis er führt. Es kann durchaus vorkommen, daß das neue Zweignest wieder aufgegeben wird, und die gesamte Kolonie sich wieder vollzählig im alten Nest einfindet. Es ist aber auch möglich, daß sich das Mutternest vollständig leert und die gesamte Kolonie in das neue Nest umzieht. Außerdem kann es sein, daß die Ameisen nur für eine Saison umziehen, z.B. nur den Winter oder den Sommer über und danach wieder in das alte Nest zurückkehren (saisonaler Nestwechsel, der besonders häufig bei *Formica nigricans* vorkommt). Und schließlich kommt es vor, daß sich die Kolonie aufspaltet. In diesem Fall werden die Beziehungen zwischen den Kolonien gewöhnlich nicht abgebrochen. Mutter- und Tochterkolonie können weiter in Kontakt bleiben und auch später noch Arbeiterinnen und Brut austauschen. Solche durch Teilung entstandenen Kolonien, die weiterhin Austausch pflegen, bezeichnet man als »polydome Kolonieverbände«. Man kennt sie von den Arten *Formica polycetena*, *Formica aquilonia*, *Formica lugubris* und von *Formica* (*Coptoformica*) *exsecta* (GÖSSWALD und SCHMIDT, 1959; DOBRZANSKA, 1973). Solche Kolonieverbände können mitunter eine große Zahl von Nestern umfassen und ganze Waldgebiete besetzen. MC. COOK zählte 1877 in den Alleghanies Nordamerikas 1 600 Zweignester von *Formica exsectoides*, die zusammen einen polydomen Kolonieverband bildeten.

Waldameisen-Weibchen werden zum Teil schon im Nest begattet; für sie entfallen damit der Hochzeitsflug und die Rückkehr in das alte bzw. die Aufnahme in ein fremdes Nest der eigenen Art (ESCHERICH, 1917; MOĆZAŃ, 1972). Auch bei der aus Argentinien stammenden Hausameise *Iridomyrmex humilis* werden die Weibchen im Nest begattet, und zwar unmittelbar nach ihrem Schlüpfen. Die Zahl der funktionellen Königinnen in der Kolonie bleibt aber dennoch gleich, weil die Arbeiterinnen im Januar oder Februar des folgenden Jahres einen entsprechenden Teil ihrer Königinnen umbringen (MARKIN, 1970).

Bei *Crematogaster scutellaris*, *C. auberti*, *C. sordidula*, *C. skouensis* und *C. vandelii* hat SOULIÉ (1962) Zweignestbildungen beobachtet, die dadurch entstehen, daß ein Teil der Arbeiterinnen ohne Königinnen aus dem Mutternest auszieht und später ein schwärmendes Weibchen adoptiert. Notwendige Voraussetzung für eine Adoption ist allerdings, daß das Weibchen begattet ist; unbegattete Weibchen werden entweder verscheucht oder umgebracht. Woran die Arbeiterinnen begattete Weibchen von unbegatteten unterscheiden, bleibt vorerst noch

ihr Geheimnis. Gelingt es einer Gruppe ausgezogener Arbeiterinnen nicht, ein Weibchen zu adoptieren, dann stirbt die weisellose Zweigkolonie mit der letzten Arbeiterin aus.— Außer durch Zweignestbildung können *Crematogaster*-Kolonien auch durch isolierte Weibchen gegründet werden. Das geschieht relativ häufig bei *Crematogaster scutellaris* und besonders selten bei *Crematogaster auberti* und *Crematogaster skouensis*.

Auch *Crematogaster impressa* aus den Savannen Afrikas gründet neue Kolonien durch isolierte Weibchen und durch den Auszug von Arbeiterinnengruppen aus der alten Kolonie (DELAGE-DARCHEN, 1974). Ihre Königin erhalten diese Arbeiterinnen aber nicht durch Adoption eines schwärmenden Weibchens, sondern dadurch, daß sie selber Weibchen großziehen. Zu diesem Zweck nehmen sich die Arbeiterinnen wahrscheinlich befruchtete Eier aus dem Mutternest mit, die unter ihrer Pflege zu Weibchen heranwachsen. Später werden diese Weibchen von Männchen begattet, die aus den Eiern der ausgewanderten Arbeiterinnen hervorgegangen sind.

### 8.3 Temporärer Sozialparasitismus

Temporär sozialparasitische Ameisen sind für eine gewisse Zeit auf die Hilfe anderer Ameisen angewiesen. In allen bisher bekannten Fällen ist das die Zeit der Koloniegründung. Die Weibchen sozialparasitischer Arten sind nicht imstande, ihre Kolonien selbständig und meist auch nicht mit Hilfe von Arbeiterinnen der eigenen Art zu gründen. Sie dringen in Kolonien fremder Arten ein, töten meist die Wirtskönigin und lassen ihre Brut von den artfremden Arbeiterinnen großziehen. Die Wirtskolonie, die ihrer Königin beraubt ist, stirbt allmählich aus, während die Zahl der Sozialparasiten zunimmt. Mit dem Tod der letzten Wirtsarbeiterin wird schließlich aus der gemischten Kolonie eine selbständig existierende Kolonie des temporären Sozialparasiten.

Bei den meist polygynen Arten unserer Waldameisen entstehen neue Kolonien entweder durch Teilung oder auf sozialparasitischem Wege. Das gilt z.B. für die Arten *Formica pratensis* (= *F. nigricans*), *F. aquilonia*, *F. lugubris*, *F. truncorum*, *F. uralensis* und wahrscheinlich für alle *Coptoformica*-Arten, wie z.B. für *Formica (Coptoformica) exsecta* (KUTTER, 1969). Bei *Formica polycтена* dagegen werden neue Kolonien nur durch Teilung gebildet, während die in der Regel monogyne *Formica rufa* nur auf sozialparasitische Weise Kolonien gründet.

Bei der sozialparasitischen Koloniegründung unserer Waldameisen laufen die Weibchen, die nicht mehr ins Nest zurückgefunden haben, nach dem Abbrechen ihrer Flügel zu einem Nest ihrer Hilfsameisen. Als Hilfsameisen kommen für sie die Arten der *Serviformica*-Gruppe in Frage, also *Formica picea*, *F. fusca*, *F. lemani*, *F. cunicularia*, *F. rufibarbis* und *Formica cinerea*, die ihre Kolonien selbständig gründen. Das Eindringen der Waldameisen-Weibchen in ein Hilfsameisennest ist besonders risikoreich, und viele Weibchen bezahlen diesen Versuch mit ihrem Leben. Nur verhältnismäßig wenigen gelingt die Aufnahme, da sie we-



der durch ihren Körperbau, noch durch ihr Verhalten an derartige Unternehmungen besonders angepaßt sind. Sie sind weder extrem wehrhaft noch geschickt in der Tarnung. Diejenigen aber, denen die Adoption gelingt, beißen der Wirtskönigin den Kopf ab, wie es WASMANN (1909) beobachtet hat.

*Bothriomyrmex decapitans* gelingt das Eindringen in Nester ihrer Hilfsameise offenbar leichter (SANTSCHI, 1920). Die begatteten *Bothriomyrmex*-Weibchen lassen sich widerstandslos von den auslaufenden Arbeiterinnen ergreifen und in das Nest zerren. Dort suchen sie rasch Zuflucht bei der Brut oder auf dem Rücken der Königin und sind hier vor den Angriffen der Arbeiterinnen geschützt. Auf dem Rücken der Wirtskönigin, den schließlich alle Parasitenweibchen aufsuchen, gehen sie daran und sägen – oft im Verlauf mehrerer Stunden – der Königin den Kopf ab. Danach werden sie, da sie inzwischen den Nestgeruch angenommen haben, von den Arbeiterinnen adoptiert. Sie legen Eier, lassen die Brut von den Hilfsameisen großziehen und sind schließlich Königinnen reiner *Bothriomyrmex*-Kolonien.

Sozialparasitische Koloniegründungen kennt man auch von einigen *Lasius*-Arten. *Lasius niger*, *L. alienus*, *L. emerginatus* und *L. flavus* gründen ihre Kolonien unabhängig durch isolierte Weibchen. *Lasius umbratus* dagegen, *L. rabaudi*, *L. bicornis*, *L. carnolicus*, *L. reginae* und *L. fuliginosus* sind temporäre Sozialparasiten, die man schon daran erkennt, daß ihre Weibchen nicht wesentlich größer als die Arbeiterinnen sind (Abb. 8.2). Die Weibchen haben offenbar nicht genügend Reservestoffe, um selbständig Kolonien gründen zu können, und da *Lasius*-Arten gewöhnlich monogyn sind, ist den Weibchen auch der Weg in eine artgleiche Kolonie verwehrt.

Die Koloniegründung von *Lasius umbratus* wurde schon von CRAWLEY (1909) und später von GÖSSWALD (1938) und HÖLLDOBLER (1953) beschrieben. Danach sucht das begattete *umbratus*-Weibchen nicht sofort ihre Hilfsameisen auf, sondern zunächst ein Versteck und überwintert darin. Eigene Beobachtungen und Mitteilungen von BUSCHINGER und MASCHWITZ zeigen aber, daß die jungen *umbratus*-Weibchen auch schon unmittelbar nach dem Hochzeitsflug die Nester ihrer Hilfsameisen (*Lasius niger* und *Lasius alienus*) aufsuchen. Vor einem geeigneten Nest treiben sie sich zunächst herum, ohne sofort einzudringen; sie ergreifen vielmehr eine der Hilfsameisen-Arbeiterinnen, zerren sie in eine Mulde oder auf einen Grashalm und zerbeißen sie dort. Danach erst, nachdem der »Mordinstinkt« (HÖLLDOBLER, 1953) abreagiert ist, betreten sie das Nest ihrer Hilfsameisen. Die *niger*-, bzw. die *alienus*-Arbeiterinnen sind zunächst nicht sehr gastfreundlich, aber die feindseligen Akte des Zerrens an Fühlern und Beinen nehmen immer mehr ab und weichen schließlich einem deutlichen und wachsenden Interesse an dem Parasitenweibchen, das von den Arbeiterinnen – besonders an der Spitze des Hinterleibs – beleckt wird. Offensichtlich spielt hier ein Drüsensekret des *umbratus*-Weibchens eine Rolle, das schließlich dazu führt, daß die *umbratus*-Königin vor der eigenen *niger*-Königin bevorzugt wird. Die *niger*-Königin dagegen wird immer stärker isoliert und schließlich von ihren eigenen Arbeiterinnen umgebracht. Nach HÖLLDOBLERS Beobachtungen kommt es auch vor,

daß *umbratus*-Weibchen, die vor dem Eindringen in das Hilfsameisennest keine Arbeiterin zerbissen haben, die Hilfsameisen-Königin selber umbringen.

Das Verhalten des *umbratus*-Weibchens, vor dem Eindringen in das Hilfsameisennest eine Arbeiterin zu töten, ist in seiner Bedeutung noch nicht geklärt. Möglicherweise stellt es ein Verhaltensrelikt dar und erinnert an Zeiten, in denen die Weibchen gegen den Widerstand der Arbeiterinnen in das Hilfsameisennest eindringen mußten. WILSON (1955) hat dieses Verhalten bei den amerikanischen *Lasius umbratus* nicht gefunden und vermutet daher, daß es möglicherweise der nur in Mitteleuropa vorkommenden *Lasius rabaudi* eigen ist, die früher nicht von *Lasius umbratus* unterschieden wurde. Beobachtungen des Verf. zeigen aber, daß dieses Mordverhalten auch nach der neuen Artaufteilung tatsächlich bei *Lasius umbratus* vorkommt.

Ebenso rätselhaft wie das Verhalten der *umbratus*-Weibchen ist das Verhalten der Hilfsameisen-Arbeiterinnen, zugunsten des eingedrungenen *umbratus*-Weibchens die eigene Königin zu vernachlässigen und schließlich zu töten. Nach BUSCHINGER (1970) könnte man sich aber vorstellen, daß das parasitische *umbratus*-Weibchen die Monogynieregulierung seines Wirtes für sich ausnutzt, indem es mit chemischen Mitteln dazu in der Lage ist, selber als Königin attraktiver zu sein als die Wirtskönigin. Die Arbeiterinnen, die bei *Lasius* die Monogynieregelung besorgen, entscheiden sich dann für die attraktivere Königin und bringen ihre eigene Königin um.— Die Koloniegründung anderer *Lasius*-Arten, die mit *Lasius umbratus* nahe verwandt sind wie die von *Lasius bicornis*, ist dagegen noch völlig unbekannt.

Die Weibchen der erst 1967 von FABER in Niederösterreich entdeckten goldgelben *Lasius reginae* gründen ihre Kolonien mit Hilfe von *Lasius alienus*. Die *reginae*-Weibchen sind zwar wesentlich kleiner als die *alienus*-Königinnen und selbst kleiner als ihre eigenen Arbeiterinnen, schaffen es aber dennoch, nach dem Eindringen in eine Hilfsameisenkolonie die legitime Königin auf den Rücken zu zwingen und mit ihren spitzen Mandibeln die ungeschützte Stelle zwischen Kopf und Brust der Königin zu durchbohren (Abb. 8.5). Danach beginnen sie mit dem Eierlegen, wobei ihr Hinterleib durch die Vielzahl der sich darin entwickelnden Eier sehr stark anschwillt (Physogastrie).



Abb. 8.5: Weibchen der temporär sozialparasitischen *Lasius reginae*, die eine Königin ihrer Wirtsort (*Lasius alienus*) auf den Rücken gezwungen hat und sie durch einen Biß tötet (nach FABER, 1967)

Auch *Lasius carnolicus*, die *L. reginae* sehr ähnlich sieht, gehört – wie man inzwischen aus den Beobachtungen von SCHMIDT (nach BUSCHINGER, pers. Mitt.) weiß – zu den temporären Sozialparasiten. Ähnlich wie *Lasius reginae* hat auch *Lasius carnolicus* außergewöhnlich breite Köpfe mit mächtigen Drüsen, deren Sekret intensiv nach Zitrone riecht. Von *Lasius carnolicus* weiß man, daß es besonders reich an Citronellal und Geranylcitronellal ist (BERGSTROM und LÖFQVIST, 1970). Auch die *carnolicus*-Weibchen sind kleiner als ihre Arbeiterinnen und besitzen ebenfalls spitze und dolchartige Mandibel. Sie gründen ihre Kolonien mit Hilfe der blaßgelben *Lasius flavus*.

*Lasius (Dendrolasius) fuliginosus*, die glänzend schwarze Holzameise, ist die größte unserer *Lasius*-Arten. Auch diese Art gehört zu den temporären Sozialparasiten, allerdings zu den fakultativen. Ihre Weibchen können auch im Mutternest wieder Aufnahme finden und Zweigkolonien bilden. Bei der sozialparasitischen Koloniegründung dient *Lasius umbratus* als Hilfsameise. Obwohl *Lasius fuliginosus* verhältnismäßig häufig vorkommt, weiß man bis heute noch nicht, wie die *fuliginosus*-Weibchen die *umbratus*-Königinnen ausschalten.

Im Unterschied zu den genannten *Lasius*-Arten ist die blutrote Raubameise *Formica (Raptiformica) sanguinea* nur noch mit etwas gutem Willen als temporärer Sozialparasit zu bezeichnen. In den meisten Fällen lebt diese Art mit ihren Hilfsameisen beständig zusammen, was sie zu permanenten Sozialparasiten stempeln würde, wenn sie nicht auch ohne Hilfsameisen durchaus lebensfähig wäre. Beim permanenten Zusammenleben einer Art mit ihren Hilfsameisen spricht man von Sklavenhaltung oder ›Dulosis‹. Für dulotische *sanguinea*-Kolonien stellt sich – wie für alle Sklavenhalter – das Problem des Sklavennachschubs, weil die Königin der Sklavenart zuvor umgebracht wurde. Dieses Problem lösen die Sklavenhalter dadurch, daß sie regelmäßig ›Kriegszüge‹ zu Kolonien der Sklavenarten unternehmen und dort Puppen stehlen.

Für *Formica sanguinea* als der einzigen einheimischen fakultativ dulotischen Ameise, stellt sich in besonderem Maße die Frage, welchen Nutzen sie von ihren Sklaven hat. Diese Frage läßt sich allerdings noch nicht befriedigend beantworten. DOBRZANSKI (1961) nimmt an, daß nicht der Mangel an Hilfsameisen, sondern eher die Suche nach Beute die Raubameisen zu ihren Sklavenarten (*Formica fusca* und *Formica rufibarbis*) führt. Dafür spricht vor allem der sehr unorganisierte Verlauf der Raubzüge, verglichen mit denen der obligatorischen Sklavenhalter, und das Unvermögen der *sanguinea*-Arbeiterinnen, zwischen den Puppen ihrer Sklavenarten und den Puppen anderer Arten zu unterscheiden. Tatsächlich wird auch ein großer Teil der eingetragenen Puppen von *Formica sanguinea* verzehrt (FOREL, 1874; WASMANN, 1891; GHIGI, 1951). Die in der *sanguinea*-Kolonie gehaltenen Sklaven entstehen nach DOBRZANSKI nur aus solchen Puppen, die wegen des Überangebots an Beute nicht konsumiert werden konnten. Andererseits aber weist KUTTER (1969) darauf hin, daß aus den Kolonien der Sklavenarten nur Puppen, nicht aber Eier, Larven oder Geschlechtstiere erbeutet werden und daß die Raubzüge immer nur zu Zeiten der Puppenreife erfolgen.

Bei der Koloniegründung steht den Raubameisen eine Fülle von Möglichkei-



ten zur Verfügung, die WASMANN (1910a) zusammengestellt hat. Neue Kolonien können bei *Formica sanguinea* dadurch entstehen, daß die begatteten Weibchen entweder im Mutternest oder von artgleichen Kolonien adoptiert werden; von solchen Kolonien können später Zweigkolonien gebildet werden. Auf sozialparasitische Weise entstehen *sanguinea*-Kolonien dadurch, daß sich die begatteten Weibchen von *Formica fusca*-Kolonien adoptieren lassen und dort notfalls die *fusca*-Königin umbringen, wenn die Kolonie nicht schon zuvor weisellos war. Die *sanguinea*-Weibchen können sich aber auch in einer gemeinsamen Brutkammer mit begatteten *fusca*-Weibchen zusammentun und dort von den *fusca*-Weibchen, die zur selbständigen Koloniegründung fähig sind, die eigene Brut großziehen lassen. Später, wenn die ersten Arbeiterinnen geschlüpft sind, werden die *fusca*-Weibchen von den Raubameisen umgebracht. Eine solche Koloniegründung, bei der sich verschiedenartige Weibchen zur Koloniegründung zusammenschließen, wird als **Allianz** bezeichnet.— Weiterhin können *sanguinea*-Kolonien dadurch entstehen, daß begattete Weibchen in ein *fusca*-Nest eindringen, dort einige Puppen zusammenraffen und sie in einem Versteck schlüpfen lassen. Die geschlüpften Arbeiterinnen sind später die Hilfsameisen bei der Gründung der eigenen Kolonie. Schließlich können sich *sanguinea*-Weibchen auch am Puppenraub ihrer Kolonie beteiligen, dann aber allein in dem geplünderten Nest zurückbleiben und dort mit den zurückgelassenen Puppen ihre eigene Kolonie gründen.

## 9 Permanenter Sozialparasitismus

Permanent sozialparasitische Ameisen sind nicht nur für eine gewisse Zeit, sondern beständig auf die Hilfe anderer Ameisen angewiesen und ohne diese Hilfe nicht lebensfähig. Diese Gruppe der permanenten Sozialparasiten ist ziemlich heterogen, zumal was die Methode betrifft, mit der sie den Bestand ihrer Hilfsameisen sichert. Die dulotischen Sozialparasiten, die Sklavenhalter, beschaffen sich durch Raubzüge regelmäßig Nachschub. Unter den nicht-dulotischen Sozialparasiten gibt es solche, die wie die Sklavenhalter und die temporären Sozialparasiten die Hilfsameisenköniginnen töten. Sie müssen das damit bezahlen, daß sie nur wenige Brutperioden lang Nachkommen erzeugen können, dann aber mit ihren Wirtsameisen auch selber zugrunde gehen. Andere Sozialparasiten lassen die Königin ihrer Wirtsameisen am Leben, so daß weiterhin Arbeiterinnen der Wirtsart und in einigen Fällen sogar Geschlechtstiere entstehen.

### 9.1 Sozialparasitismus mit Dulosis

Die bekannteste unter den dulotischen Sozialparasiten ist *Polyergus rufescens*, die Amazonenameise. Sie gehört zu den Formicinen und lebt in Abhängigkeit von *Serviformica*-Arten. Diese Abhängigkeit der Amazonenameisen von ihren Sklaven geht so weit, daß sie ohne deren Hilfe keine Nahrung zu sich nehmen können. Selbst vor reichhaltigster Nahrung müssen diese Sklavenhalter verhungern, wenn sie nicht von ihren Hilfsameisen gefüttert werden. Anders als in den Kolonien von *Formica sanguinea* nimmt daher die Anzahl der Sklaven bei *Polyergus* nicht mit wachsender Volksstärke ab, sondern im entsprechenden Verhältnis zu. Bei *Polyergus rufescens* sind die Sklaven in den Kolonien um etwa das Fünffache zahlreicher als die Sklavenhalter.

Ein typisches Merkmal der Amazonenameisen sind ihre schmalen und sichel-förmigen Mandibel, die nur noch unter dem Mikroskop Überreste von Zähnen erkennen lassen. Diese Mandibel können nicht mehr zur Brutpflege und für Bauarbeiten verwendet werden; es sind vielmehr spezialisierte Werkzeuge für den Kampf und zum Tragen von Puppen. Die meiste Zeit verbringen die Amazonen-Arbeiterinnen im Nest mit dem Putzen ihres eigenen Körpers, während die Sklavenarbeiterinnen die Nahrung ins Nest schaffen, die Brutpflege betreiben und die Bauarbeiten ausführen. Im Sommer aber, in den Monaten Juli und August, werden auch die *Polyergus* Arbeiterinnen aktiv. Es ist das die Zeit der Raubzüge, die die Amazonen fast täglich in geschlossener Formation benachbarte *Serviformica*-Nester aufsuchen läßt. Diese Raubzüge der Amazonenameisen sind so eindrucksvoll, daß sie schon sehr früh das Interesse geweckt haben. Abbé Pierre LATREILLE berichtete schon im Jahre 1805 darüber, und er ist es auch, dem die Amazonenameisen ihren Namen »*Polyergus*« (viele Kriegszüge veranstaltend) verdanken.

Die Schilderungen dieser Raubzüge stimmen meist darin überein, daß die *Po-*

*lyergus*-Arbeiterinnen rasch das Mutternest verlassen und sich in geschlossener Formation fortbewegen. An der Hilfsameisenkolonie angekommen, stürmen sie gemeinsam und wie auf ein Kommando das Nest und kehren schon nach wenigen Minuten mit Puppen beladen daraus zurück. Die Rückkehr in das *Polyergus*-Nest erfolgt fluchtartig und ungeordnet. Die Arbeiterinnen des überfallenen Nestes, die den Amazonen folgen, müssen ihren Eifer häufig mit dem Leben bezahlen. Sie werden von den Mandibeln der Amazonenameisen, die sich als gefährliche Waffen erweisen, mit Leichtigkeit durchbohrt.

Die Orientierung der Amazonenameisen auf ihren Raubzügen war lange Zeit umstritten. FOREL (1874) und WASMANN (1934) beobachteten kurze Zeit vor den Raubzügen einige Amazonen-Arbeiterinnen, die sich in der Nähe des überfallenen Nestes aufhielten, und nahmen an, daß diese Arbeiterinnen als Kundschafter fungieren, die später den Raubzug anführen. DOBRZANSKA und DOBRZANSKI (1960) konnten dagegen zeigen, daß die Individuen an der Spitze eines Zuges fortwährend wechseln und daß die Spitzengruppe ganz entfernt werden kann, ohne daß sich die Richtung des Zuges ändert. Sie schlossen daraus, daß die von WASMANN und FOREL beobachteten Kundschafter nur als »Aktivisten« dienen, die durch ihre Werbung den Raubzug initiieren. Die Richtung aber, die der Raubzug später tatsächlich einschlägt, komme dagegen zufällig zustande. Das schließt auch KÖHLER (1966) aus seinen Versuchen, bei denen er den Raubzug durch ausgestreute Puppen ablenkte und durch Vergleich mit unbeeinflussten Kontrollraubzügen feststellte, daß ihr Ertrag an eingetragenen Puppen gleich blieb.

Bei der nahen Verwandten unserer Amazonenameisen aus Amerika, bei *Polyergus lucidus*, fand MARLIN (1969), daß hier tatsächlich *Polyergus*-Kundschafterinnen ein für den Überfall geeignetes *Serviformica*-Nest aussuchen und eine Pheromonspur zwischen dem *Polyergus*- und dem Sklavennest legen. Diese Spur wird durch weitere Kundschafterinnen verstärkt und dient dann dem Raubzug als Orientierungshilfe.

Bei der auffallend rot-schwarz gefärbten Sklavenhalterin *Rossomyrmex proformicarum*, die ARNOLDI (1928, 1932) in Rußland entdeckte, werden die Arbeiterinnen zum Angriff auf die Kolonien ihrer Sklavenameisen getragen. Diese interessante Wüstenameise, die MARIKOVSKY (1974) genauer untersuchte, lebt in Stein-, Salz- und Lehmwüsten Rußlands. Als Hilfsameise dient ihr die »Honigameise« *Proformica epinotalis*, eine Art mit besonderen Speichertieren (Repleten). Eine *Rossomyrmex*-Kolonie enthält gewöhnlich 23–200 Individuen von *Rossomyrmex* und 65–650 Sklaven, von denen die kleineren die Nahrung herbeischaffen, während die größeren Speichertiere sowohl den Sklaven wie ihren Sklavenhaltern als lebende Honigtöpfe zur Verfügung stehen. – Die Aktivität in den gemischten Kolonien beginnt schon zeitig im Frühjahr. Später, zur Zeit der größten Hitze im Juli und August, werden die Eingänge verschlossen, und die beginnende Ruhepause geht in die Winterruhe über.

Den Raubzügen von *Rossomyrmex* geht zunächst eine ausführliche Inspektion der Umgebung des Hilfsameisennestes voraus, das überfallen werden soll. Da-



nach laufen die wenigen Initiatoren des Raubzuges zum Mutternest zurück, ergreifen dort je einen Nestgenossen und tragen ihn zum ausgekundschafteten Hilfsameisennest. Die getragenen Tiere sehen sich dort zunächst um und beteiligen sich dann am Transport weiterer *Rossomyrmex*-Arbeiterinnen. Das geht in geometrischer Reihe so lange weiter, bis genügend Arbeiterinnen für den Überfall versammelt sind.

Die Vorbereitungen für den Überfall bleiben den Hilfsameisen gewöhnlich nicht verborgen, die daraufhin versuchen, ihr Nest zu schützen. Sobald die ersten *Rossomyrmex*-Kundschafterinnen auftauchen, schließen sie ihre Nesteingänge mit kleinen Erdpartikeln, und auch die behäbigen Speichertiere leisten ihren Beitrag zur Verteidigung. Sie begeben sich aus den tieferen Nestkammern nach oben und klemmen dort ihren ausgedehnten Hinterleib als lebenden Korken in die Eingangslöcher. Die *Rossomyrmex*-Arbeiterinnen, die schließlich angreifen, beseitigen zunächst die Hindernisse in den Nesteingängen. Sie reißen den Repleten die Köpfe ab und entfernen dann in mühevoller Arbeit die Körper der Speichertiere aus den Öffnungen. Nachdem schließlich die Nesteingänge offen sind, beginnt der eigentliche Überfall, bei dem die *Proformica*-Arbeiterinnen erstaunlicherweise keinen Widerstand leisten. Sie stellen sich den Angreifern nicht in den Weg, sondern weichen ihnen möglichst aus; und so kommt es, daß – abgesehen von den enthaupteten Repleten – keine Opfer durch den Überfall entstehen.

Die Raubameisen suchen dann in der überfallenen Kolonie nicht nur Puppen zusammen, sondern nehmen auch Larven und Eier mit, und selbst die Leichen der Repleten werden abtransportiert.

Bei anderen Arten von Sklavenhaltern wurde darüber hinaus beschrieben, daß nicht nur die Brut der Hilfsameisen, sondern selbst fertig entwickelte Tiere als Sklaven mitgeführt werden. Diese Erscheinung wurde bei *Formica pressilabris* (KUTTER, 1956) und bei *Strongylognathus alpinus* (KUTTER, 1921, 1969) beobachtet und als **Eudulosis** bezeichnet. Solche untypischen Sklavenraubzüge, wie sie durch Eudulosis repräsentiert werden, können möglicherweise aber auch durch Ursachen erklärt werden, die mit dem Sklavenraub nichts zu tun haben. Seit dem ersten Nachweis von ELTON (1932), daß Waldameisen sowohl gegenüber Individuen derselben wie auch fremder Arten ein Territorium behaupten, ist dieses Phänomen bei zahlreichen weiteren Ameisenarten gefunden worden; man kann annehmen, daß die meisten Ameisen ein Territorium besetzt halten. Bringt man nun Völker einer Art so nahe zusammen, daß sie keine Territorien besetzen können, dann tritt eine Verschmelzungsreaktion ein, bei der die Völker zusammenwandern und die Geschlechtstiere einer der beiden beteiligten Kolonien eliminieren (BUSCHINGER, pers. Mitt.; SOULIÉ, 1964). Es ist nun möglich, daß auch die Eudulosis in Wirklichkeit eine Verschmelzungsreaktion oder eine Mischung von Verschmelzungsreaktion und Sklavenraub darstellt. Dafür sprechen Versuche an *Harpagoxenus*, die in kleinen Arenen eudulosisähnliche Kolonieverschmelzungen mit ihren Sklavenarten zeigen; in großen und strukturierten Arenen dagegen, in denen sowohl die *Harpagoxenus*-, wie die Hilfsameisenkolonien Territorien besetzen können, kommt es zu den typischen Raubzügen (WIN-

TER und BUSCHINGER, pers. Mitt.).

*Strongylognathus* ist eine Sklavenhalterin aus der Unterfamilie der Myrmicinen. Man kennt bislang etwa 20 *Strongylognathus*-Arten, die alle säbelförmige Mandibel von der Art der Amazonenameisen besitzen. Als Hilfsameisen dienen *Strongylognathus* die Arbeiterinnen von *Tetramorium caespitum*, der sog. Rasenameise, die weit verbreitet ist und sowohl in der Ebene wie in Höhen von über 2000 m vorkommt. *Strongylognathus alpinus* wurde bisher nur im Wallis, in der Schweiz, gefunden, in Höhen von über 1500 m. Die bisher bekannten Vorkommen liegen bei Zermatt, im Binntal, im Lötschental und im Val d'Anniviers (BUSCHINGER, 1971c). Die Raubzüge von *Strongylognathus alpinus* wurden von KUTTER (1921, 1969) beobachtet, der darüber folgendes berichtet: Die *alpinus*-Raubzüge finden bevorzugt in der Nacht statt. Dabei dringen die *Strongylognathus*-Arbeiterinnen und ihre Sklaven durch unterirdische Gänge bis in den Nestbereich benachbarter *Tetramorium*-Kolonien vor und versuchen dort, gegen den Widerstand der dortigen *Tetramorium*-Arbeiterinnen, in die Brutkammern einzudringen. Das gelingt ihnen gewöhnlich auch dank ihrer besonderen Kampfmethoden. Während sich die mitgebrachten Sklaven mit den Arbeiterinnen der überfallenen Kolonie auf heftige Balgereien einlassen, packt *Strongylognathus* ihre Gegner vom Rücken her und verbeißt sich in deren Kopf. Früher oder später bricht schließlich der Widerstand der Überfallenen zusammen, und es beginnt die Plünderung, die schließlich zum Umzug wird. Die von *Strongylognathus* mitgebrachten Sklaven räumen zunächst die Brutkammern leer und schleppen dann auch die Arbeiterinnen der überfallenen Kolonie mit in das *Strongylognathus*-Nest. Lediglich die Königin und eventuell vorhandene Geschlechtstiere der Überfallenen werden getötet, alles übrige lebende Inventar wird mitgenommen und der eigenen Kolonie einverleibt.

Auch *Strongylognathus huberi*, die FOREL (1874) im Haupttal der Rhone bei Fully/Martigny nachgewiesen hat, ist wahrscheinlich eine aktive Sklavenräuberin. Diese Art wurde aber seit FORELS erstem Fund lange Zeit nicht wiedergefunden, bis sie fast 100 Jahre später von BARONI URBANI in der Schweiz, in Norditalien und Südfrankreich mehrfach wiederentdeckt worden ist (BARONI URBANI, 1969).

*Strongylognathus testaceus* ist kleiner als *Strongylognathus alpinus* und *Strongylognathus huberi* und nach KUTTER (1969) keine Sklavenräuberin mehr. Eine gemischte *Strongylognathus*-Kolonie enthält nämlich je eine fortpflanzungsfähige Königin der Hilfsameisen- (*Tetramorium caespitum*) und der Parasitenart und deren Nachkommen an Arbeiterinnen, wobei die *Tetramorium*-den *Strongylognathus*-Arbeiterinnen zahlenmäßig weit überlegen sind. Während aber die *Strongylognathus*-Königin in großer Zahl Geschlechtstierbrut erzeugt, entstehen bei den Hilfsameisen nur Arbeiterinnen. Damit dienen die Hilfsameisen nicht mehr der Erhaltung ihrer eigenen Art, sondern nur noch der Erhaltung ihrer Parasiten. Auch bei der Koloniegründung von *Strongylognathus testaceus* ist sicher die Hilfe der Sklaven notwendig, doch ist darüber bis heute noch nichts bekannt.

Die in Mitteleuropa verbreitete Art *Harpagoxenus sublaevis* (BUSCHINGER,

1971d) lebt mit Sklaven der Arten *Leptothorax acervorum*, *Leptothorax muscorum* und *Leptothorax gredleri* zusammen (BUSCHINGER, 1966b,c, 1971d). *Harpagoxenus* ist zwar von seinen Hilfsameisen abhängig, aber dennoch in der Lage, selbständig Nahrung zu sich zu nehmen. Das Auftreten geflügelter und ungeflügelter Weibchen wurde von VIEMEYER ursprünglich als Merkmal verschiedener Rassen gedeutet, während BUSCHINGER (1966a) gezeigt hat, daß die selten vorkommenden geflügelten Weibchen auch aus den Eiern ungeflügelter Weibchen hervorgehen können. Ein dominierendes Allel E verhindert – nach BUSCHINGER, 1975 – die Flügelbildung, während ein Allel e nur eine homozygotische Determination der Larven zu geflügelten Weibchen erlaubt.

Die Raubzüge von *Harpagoxenus sublaevis* sind weit weniger spektakulär als die von *Polyergus*. Sie finden im Freiland in der Zeit zwischen Juni und August statt (BUSCHINGER, 1967, 1968a), in der Zeit also, in der in den Hilfsameisenkolonien Puppen zu erwarten sind. BUSCHINGER hat diese Raubzüge (1968a) im Labor untersucht und folgenden Verlauf beobachtet: Eine *Harpagoxenus*-Arbeiterin, die als Kundschafterin ein Hilfsameisennest entdeckt hat, holt auf schon geschilderte Weise Verstärkung herbei und dringt gewaltsam in das *Leptothorax*-Nest ein. Nach heftigem Kampf fliehen schließlich die Arbeiterinnen der angegriffenen Kolonie; andernfalls werden ihnen – wie schon ihren Kollegen zuvor – blitzartig Fühler und Beine abgeschnitten. Danach ergreifen die Räuber die in der überfallenen Kolonie liegenden Puppen und transportieren sie, einschließlich der Weibchen- und der Männchenpuppen, in das *Harpagoxenus*-Nest.

Neue *Harpagoxenus*-Kolonien entstehen dadurch, daß die begatteten Weibchen sich in *Leptothorax*-Kolonien einschleichen und dort plötzlich dazu übergehen, mit ihren kräftigen zahnlosen Mandibeln den dortigen Bewohnern die Beine und Fühler abzuschneiden, bis diese verendend herumliegen (Abb. 9.1) Danach bemächtigt sich das Weibchen der Brut und wartet auf das Schlüpfen ihrer künftigen Sklaven, bevor sie selber mit dem Eierlegen beginnt.



Abb. 9.1: Koloniegründungskampf von *Harpagoxenus sublaevis*. Zu erkennen sind das Parasitenweibchen (H), eine Arbeiterin (L) mit abgeschnittenen Fühlern und Beinen und herumliegende, abgetrennte Extremitäten (Photo: A. BUSCHINGER)



Eine nahe Verwandte unserer *Harpagoxenus*, die amerikanische *Harpagoxenus americanus*, gründet ihre Kolonien auf ganz ähnliche Weise wie die bei uns heimische Art (STURTEVANT, 1927; CREIGHTON, 1929; WESSON, 1939). Die Weibchen von *Harpagoxenus americanus* sind aber alle geflügelt, ihre Hilfsameise ist *Leptothorax curvispinosus* oder *Leptothorax longispinosus*. Bei den *americanus*-Raubzügen, die von WESSON in der Natur beobachtet wurden, werden außer Arbeiterinnenpuppen auch größere Larven und sogar auch fertige Arbeiterinnen mitgenommen, nicht aber Geschlechtstierpuppen.

Die ebenfalls dulotische amerikanische *Leptothorax duloticus* hat sich noch weniger als *Harpagoxenus americanus* auf den Raub von Puppen spezialisiert. Sie geht früher im Jahr als *Harpagoxenus americanus* auf Raub aus und erbeutet daher vorwiegend Eier und Larven aus den Nestern ihrer Hilfsameisen (WESSON, 1940). Die Raubzüge werden von diesem Sozialparasiten in der Weise organisiert, daß die Kundschafter eine Duftspur zu ihrem eigenen Nest legen und auf dieser Spur Verstärkung für den Überfall herbeischaffen.

Nach neueren Beobachtungen von HÖLLDOBLER (1976b) gibt es bei Ameisen auch intraspezifische Dulosis, wobei also Sklaven aus fremden Kolonien der eigenen Art geraubt werden. Diesen bisher einmaligen Fall fand HÖLLDOBLER bei der Honigameise *Myrmecocystus mimicus* im Süd-Westen der USA. Fremde Kolonien werden bei der Art dann überfallen, wenn sie kleiner als ihre artgleichen Gegner sind. Die Arbeiterinnen der größeren Kolonie überrennen das fremde Nest, töten dort die Königin und schleppen alle Larven, Puppen, frisch geschlüpften Arbeiterinnen und Honigtöpfe mit in ihr eigenes Nest. Diese Plünderung des fremden Nestes kann sich über mehrere Tage erstrecken.

## 9.2 Sozialparasitismus ohne Dulosis

Die permanenten Sozialparasiten ohne Dulosis stimmen meist darin überein, daß die Arbeiterinnen dieser Arten, wenn sie überhaupt noch vorhanden sind bzw. je vorhanden waren, ein recht kümmerliches Dasein fristen. Ihre Zahl kann ohne Verlust für die Kolonie reduziert werden, sie können sogar ganz aussterben, ohne daß es der Kolonie schadet.

Solche unbrauchbaren Arbeiterinnen, die von den Hilfsameisen gefüttert und bei Gefahr fortgetragen werden, gibt es in der Gattung *Epimyrma*, die bei *Leptothorax*-Arten parasitiert. Von den bisher bekannten 11 *Epimyrma*-Arten besitzen 5 eine Arbeiterkaste; die übrigen Arten haben entweder keine Arbeiterinnen (KUTTER, 1973b), oder man hat sie noch nicht gefunden. Die Weibchen der Parasiten werden schon im Mutternest begattet; sie werfen dort ihre Flügel ab, verlassen die heimatliche Kolonie und suchen eine Hilfsameisenkolonie auf.

Die Weibchen von *Epimyrma gösswaldi*, einer Parasitenameise aus dem Maingebiet, suchen Kolonien von *Leptothorax unifasciatus* auf und besänftigen die feindseligen Arbeiterinnen durch beschwichtigendes Streicheln mit ihren Fühlern. Sie erhalten dadurch Einlaß in das Nest, suchen dort die Königin auf und er-

würgen sie vom Rücken aus mit ihren scharfen Mandibeln (Abb. 9.2). Danach sind sie von der *Leptothorax*-Kolonie adoptiert und beginnen mit dem Eierlegen (GÖSSWALD, 1930, 1933, 1934).

Die Adoption von *Epimyrma stumperi*, die in der Schweiz gefunden wurde, hat KUTTER (1951) untersucht und (1969) folgendermaßen beschrieben: »Ein *Epimyrma stumperi*-Weibchen ... vermag sein Ziel auf verschiedene Weise zu erreichen. Es schleicht sich einmal mit größter Vorsicht näher, duckt sich sofort in Gefahr nieder und stellt sich bei Arretierung vorerst tot, um jedoch unverhofft auszureißen. Das wiederholt sich solange, bis die Feindseligkeiten abklingen. Oft aber geht die *E. stumperi* noch weit raffinierter vor. Sie packt bei günstiger Gelegenheit plötzlich eine *Leptothorax*-Arbeiterin im Nacken, stellt sich rittlings über sie und beginnt alsbald die Gefangene mit den Spezialbürsten ihrer Vorderbeine eifrigst abzureiben. Hierauf frottiert sie sich selber mit denselben Bürsten allseitig und mit pedantischer Gründlichkeit ab. Dadurch erreicht sie zweifellos eine direkte Übertragung des an den Bürsten haftenden *Leptothorax*-Duftes auf sich selbst. Sie parfümiert sich dadurch lege artis mit ihm, tarnt sich zugleich mit ihm und dürfte andererseits auch die Gefangene mit ihrem eigenen *Epimyrma*-Duft beglücken, so daß die Arbeiterin, wiederum freigelassen, ihren unfreiwilligen Beitrag zur Ausnivellierung der Geruchsdifferenz *Epimyrma*-*Leptothorax* leistet. Faktisch kann sich die *Epimyrma* nach solcher Prozedur wesentlich schneller und ungehinderter im *Leptothorax*-Nest umhertreiben. Ohne zu zögern sucht sie

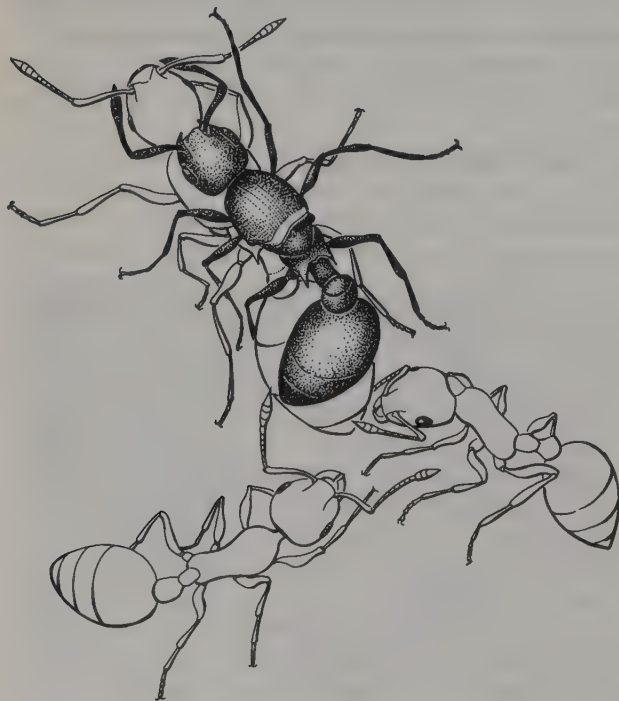


Abb. 9.2: Weibchen von *Epimyrma gösswaldi* beim Erwürgen einer Wirtsameisenkönigin (*Leptothorax unifasciatus*) und zwei *unifasciatus*-Arbeiterinnen (nach LINSSENMAIER, verändert)

alsbald die erstbeste *Leptothorax*-Königin auf und packt sie unverzüglich im Nacken an. Dann zwingt sie sie durch Umrollen oder in mächtigem Überwurf auf den Rücken, stellt sich wiederum über sie und beißt sich an deren Kehle fest. Die bedeutend größere und allem Anschein nach auch kräftigere *Leptothorax*-Königin wehrt sich kaum dagegen. Sie scheint die Bedeutung dessen, was ihr die Fremde zuzufügen im Begriffe steht, nicht zu realisieren. Letztere ist nun bestrebt, mit ihren säbelförmig zugespitzten Mandibeln die Intersegmentalhaut des Opfers zwischen Kopf und Brust zu durchstechen, und da nahe der Spitze der Mandibeln je der Ausführungsgang einer Drüse mündet, muß vermutet werden, daß nach dem Durchstich gleich auch Gift in die Wunde eingespritzt wird. Allerdings scheint dies der Mörderin etwelche Mühe zu bereiten. Während Stunden, ja Tagen, kann sie die *Leptothorax* niederhalten. Hinwiederum läßt sie sie zur eigenen Erholung los. Sie möchte Wasser trinken und sich reinigen, um bald aber die *Leptothorax* neuerdings zu packen und auf den Rücken zu werfen. Wohl mag sich letztere in der Pause ihrerseits auf die eigenen Beine gestellt haben, doch vermochte sich eine derart malträtierte Königin in der Regel nur noch torkelnd fortzubewegen. Erst wenn sie endgültig liegen bleibt, läßt die *Epimyrma* von ihr ab und wendet sich der nächsten *Leptothorax*-Königin zu. Das derweilige Verhalten der Arbeiterinnen war und blieb stets uneinheitlich; es konnte von völliger Gleichgültigkeit bis zu höchstem Interesse wechseln. Sie wenden sich kaum je aktiv gegen die *Epimyrma*, doch konnten sie, in dichten Knäueln verharrend, das ungleiche Paar in unerklärlicher Bewegungslosigkeit, quasi als faszinierte Zuschauerinnen, einkreisen. Da die Wirtsart *L. tuberculatum* polygyn ist, in gleicher Kolonie also mehrere Königinnen friedlich nebeneinander sitzen, die *Epimyrma* aber streng monogyn zu sein scheint, wendet sich deren Weibchen im *Leptothorax*-Nest nach und nach gegen alle Wirtsköniginnen in gleichbleibender mörderischer Absicht. Geflügelte, also unbegattete Weibchen, selbst wenn sie ihre Flügel verloren haben sollten, werden nie angegriffen. Die Ausmerzungen mehrerer *Leptothorax*-Königinnen kann begreiflicherweise auch die Kräfte einer *Epimyrma stumperi* übersteigen, so daß sie vorzeitig an Erschöpfung eingeht. Man mag mit Recht fragen, weshalb denn die *stumperi* in selbstvernichtendem Eifer alle Königinnen ihrer Wirtskolonie nacheinander töten muß. Es scheint in diesem Verhalten eine um so größere Tragik zu liegen, als ja die *tuberculatum*-Königinnen keinerlei Interesse an einem *stumperi*-Weibchen nehmen. Letzteres braucht deren Konkurrenz gar nicht zu fürchten und könnte auf die langwierige und höchst mühselige Morderei verzichten, mit anderen Worten, sich mit der Adoption durch die *Leptothorax*-Arbeiterinnen zufrieden geben.«

Alle übrigen *Epimyrma*-Arten parasitieren bei monogynen *Leptothorax*-Arten und haben damit weniger Mühe bei der Adoption. Bei *Epimyrma gösswaldi* und *Epimyrma stumperi*, die ihre Wirtsköniginnen umbringen, sollen nach den Beobachtungen von GÖSSWALD größere Arbeiterinnen der Hilfsameisen mit dem Eierlegen beginnen und Arbeiterinnen als Nachkommen produzieren. Damit würden in diesem Fall die weisellosen Hilfsameisen-Arbeiterinnen selber dazu beitragen, daß ihr Bestand zugunsten der Parasiten erhalten bleibt. Diese



Beobachtungen von GÖSSWALD sollten aber noch einmal überprüft werden. GÖSSWALD hat zwar in seinen *Epimyrma*-Nestern monatelang und auch noch nach einer Überwinterung die Entstehung von *Leptothorax*-Arbeiterinnen beobachtet. Er wußte aber damals noch nicht, daß *Leptothorax*-Larven zum Teil zweimal überwintern und sich dann noch zu Arbeiterinnen entwickeln können. Damit besteht die Möglichkeit, daß die in *Epimyrma*-Nestern entstandenen *Leptothorax*-Arbeiterinnen noch aus der Brut stammen, die bei der Koloniegründung übernommen wurde (BUSCHINGER, pers. Mitt.). *Epimyrma ravouxi* dagegen soll auf das Töten der Hilfsameisenkönigin verzichten. Hier sorgt angeblich die legitime Königin der Hilfsameisenkolonie für den weiteren Bestand an Hilfsameisen. Es könnte allerdings auch sein, daß die »Wirtskönigin« in der einzigen Beobachtung, die hierzu vorliegt, nicht begattet war, was damals nicht untersucht wurde.

Vollends ohne Arbeiterkaste sind die beiden sozialparasitischen Arten *Anergates atratulus* und *Teleutomymex schneideri*. Beide Arten gelten als Paradebeispiele für Sozialparasitismus. Gegenüber *Epimyrma* zeigen sie außer dem Verlust ihrer Arbeiterkaste noch Degenerationen, die nur durch ihre parasitische Lebensweise tragbar sind. *Teleutomymex* hat offenbar eine Endstufe parasitischer Degeneration erreicht, was KUTTER, der diese Art 1950 entdeckt hat, schon in ihrer Bezeichnung zum Ausdruck brachte.

*Anergates atratulus* kennt man schon seit über 100 Jahren. Sie lebt, wie auch *Teleutomymex*, bei der Rasenameise *Tetramorium caespitum*. *Anergates*-Weibchen gleichen in ihrem Äußeren noch freilebenden Arten. Nur ihr Stachelapparat ist völlig zurückgebildet. Die dazugehörenden Männchen sind dagegen kaum noch als Ameisen zu erkennen (Abb. 9.3). Sie sind von schmutzigweißer Farbe und erinnern mehr an Puppen als an fertig entwickelte Ameisen. Ihr Hinterleib ist nach vorn gekrümmt, und ihre Flügel haben sie im Laufe der Stammesgeschichte eingebüßt. MEYER (1955), der *Anergates* histologisch untersuchte, fand auch im

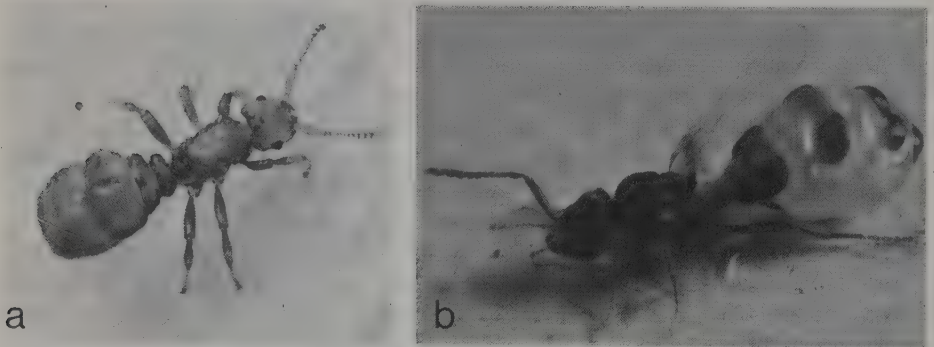


Abb. 9.3: Männchen (a) und Weibchen (b) der arbeiterlosen sozialparasitischen Ameise *Anergates atratulus*. Das Weibchen zeigt eine Woche nach der Begattung schon ausgeprägte Physogastrie (Photo: A. BUSCHINGER)

Inneren der Männchen weitgehende Rückbildungen, die ganze Teile des Darmtraktes, einige Drüsen und besonders die Skelettmuskulatur und das Gehirn umfassen. Solche kümmerlichen Männchen sind außerstande, ihr Nest zu verlassen und Weibchen aus anderen Kolonien zu begatten. Dafür aber sind sie im heimatischen Nest erstaunlich aktiv beim Begatten ihrer weiblichen Geschwister. Ein Teil der begatteten *Anergates*-Weibchen bleibt im Nest zurück, die meisten aber fliegen davon und versuchen, von fremden *Tetramorium*-Kolonien adoptiert zu werden.

Die Chancen der *Anergates*-Weibchen, von *Tetramorium*-Kolonien adoptiert zu werden, stehen nicht gut. Sehr wahrscheinlich gelingt die Adoption nur in den Fällen, in denen ein *Anergates*-Weibchen auf eine weisellose *Tetramorium*-Kolonie trifft, und das dürfte nicht oft der Fall sein. In weiselrichtigen Kolonien von *Tetramorium*, in denen strenge Monogynie herrscht, müßte ein *Anergates*-Weibchen die legitime Königin entfernen; dazu ist sie wahrscheinlich nicht fähig. Nach KUTTER (1969) ist zwar einmal beobachtet worden, daß *Tetramorium*-Arbeiterinnen ihre eigene Königin zugunsten eines *Anergates*-Weibchens umbrachten (CRAWLEY und DONISTHORPE, 1912), aber das scheint eine seltene Ausnahme zu sein. Im Normalfall gelingt *Anergates* die Adoption wahrscheinlich nur in weisellosen Hilfsameisenkolonien. Dafür spricht die Beobachtung von GÖSSWALD, der in einem Gebiet mit vielen *Tetramorium*-Kolonien den Bestand an *Anergates*-Kolonien dadurch erhöhen konnte, daß er Königinnen aus Rasenameisenkolonien entfernte. mit  
nach

Die Begegnung von *Anergates*-Weibchen mit ihren Hilfsameisen und die Aufnahme in deren Kolonie schildert GÖSSWALD (1954) folgendermaßen: » Bei dem Zusammentreffen mit einer *Tetramorium*-Arbeiterin wird das *Anergates*-Weibchen bereits außerhalb des Nestes betastet und dann angegriffen. Daraufhin legt sich das *Anergates*-Weibchen auf die Seite, preßt seine Beine an den Körper, rollt sich zu einer Kugel zusammen und bleibt so bewegungslos auf dem Rücken liegen. Nur die Fühler kreisen nach allen Seiten; die Kiefer sind weit gesperrt. Diese zusammengerollten *Anergates*-Weibchen erwecken im Gegensatz zu den laufenden keine Feindschaft; sie werden vielmehr eingehend betastet und beleckt. Gerät dabei ein Fühler der Rasenameisen-Arbeiterin zwischen die Kiefer des *Anergates*-Weibchens, dann schnappen diese zu, und der Fühler wird an der dicken Fühlerkeule festgehalten. Die Arbeiterin ist dadurch vorübergehend gelähmt. Nachdem sie sich etwas erholt hat, läuft sie zusammen mit dem noch am Fühler verbissenen *Anergates*-Weibchen in ihr Nest auf die Brut zu, die auch das Ziel des parasitischen Weibchens zu sein scheint. Sobald ein Angriff von Seiten der *Tetramorium*-Arbeiterinnen erfolgt, rollt sich das *Anergates*-Weibchen wieder zu einer Kugel zusammen. Auf diese Weise treibt es sich einige Tage im Nest umher.« – Für die endgültige Adoption der *Anergates* in die Rasenameisenkolonie ist es dann entscheidend, ob eine *Tetramorium*-Königin anwesend ist oder nicht.

In den Fällen, in denen die Adoption gelingt, beginnt für das *Anergates*-Weibchen ein Wettlauf mit der Zeit. Ohne *Tetramorium*-Königin ist es abzusehen, wann die Hilfsameisen ausgestorben sind; und diese Zeit steht dem *Anergates*-

Weibchen zur Fortpflanzung zur Verfügung. Es nutzt sie durch eine enorme Produktion von Eiern und schwillt dabei innerhalb weniger Wochen extrem an (Abb. 9.3).

*Teleutomyrmex schneideri* ist – nach den bisherigen Funden zu urteilen – eine ausgesprochen hochalpine Art. KUTTER entdeckte sie als erster in Saas-Fee auf etwa 2000 m Höhe, und COLLINGWOOD, der sie wenige Jahre später (1955) bei Briançon (Hautes Alpes) wiederentdeckte, fand sie dort auf etwa der gleichen Höhe. Diese sozialparasitische Art ist in einigen Punkten *Anergates* vergleichbar. Gemeinsam ist ihnen das völlige Fehlen der Arbeiterkaste, das Zusammenleben mit der Rasenameise *Tetramorium caespitum* und die kümmerliche Form ihrer blassen und flugunfähigen Männchen. Die Männchen von *Teleutomyrmex* haben zwar noch Flügel, doch sind diese so weit reduziert, daß die Tiere damit nicht fliegen und ihr heimatliches Nest ebenfalls nicht verlassen können. Die Begattung findet daher im Mutternest statt, aber nicht notwendigerweise unter Geschwistern, da *Teleutomyrmex* polygyn ist, und die Weibchen aus verschiedenen Nestern stammen können. Auch in der Degeneration innerer Organe gleichen die Männchen von *Teleutomyrmex* denen von *Anergates*, während die *Teleutomyrmex*-Weibchen stärker degeneriert sind als die Weibchen von *Anergates*. Zurückgebildet sind hier besonders die Mundwerkzeuge und die dazugehörige Muskulatur, der Putzapparat der Beine, einige Drüsen, vor allem die Labial- und die Metathorakaldrüse, der Stachelapparat und einige Gehirnteile, wie z.B. die Corpora pedunculata (BRUN, 1952; GÖSSWALD, 1953).

Andererseits aber zeigt *Teleutomyrmex schneideri* einige typische körperliche Merkmale, die als Anpassung an ihre besondere parasitische Lebensweise gelten. *Teleutomyrmex* lebt in den Rasenameisenkolonien als Ektoparasit auf dem Rück-



Abb. 9.4: Weibchen der arbeiterlosen, extrem sozialparasitischen Ameise *Teleutomyrmex schneideri* auf dem Rücken einer Wirtskönigin (*Tetramorium caespitum*) (nach LINSSENMAIER, 1972, verändert)



ken ihrer Wirte (Abb. 9.4). Dieses Anhaften wird den Parasiten dadurch erleichtert, daß ihre Beine besonders breit und mit Haftblasen (Arolien) versehen sind. Außerdem ist ihr Hinterleib breit und tellerförmig und auf der Unterseite stark behaart. Begattete *Teleutomymex*-Weibchen haben einen stärkeren »Klammertrieb« als unbegattete Weibchen; sie bevorzugen den rauheren Thorax der Wirtskönigin vor deren glattem Hinterleib, reiten aber auch auf Arbeiterinnen, mitunter auch noch auf toten Tieren. Es ist möglich, daß dieses Festklammern eine Rolle bei der Verbreitung von *Teleutomymex* spielt, indem die begatteten Weibchen sich von *Tetramorium*-Weibchen auf den Hochzeitsflug mitnehmen lassen. Andererseits aber können die Parasitenweibchen auch recht gut fliegen, und so ist es ebenso gut möglich, daß sie allein starten, dann zu Boden sinken und sich von vorbeilaufenden *Tetramorium*-Arbeiterinnen in deren Nest tragen lassen.

Die Adoption der *Teleutomymex*-Weibchen in *Tetramorium*-Kolonien scheint ohne große Gefahren zu erfolgen. Die Parasitenweibchen werden dort nach kurzem Zögern bereitwillig aufgenommen, wobei Drüsensekrete der Parasiten eine wichtige Rolle spielen. Solche Drüsen wurden unter Drüsenhaaren und Chitinporen auf dem Thorax, dem Petiolus und dem ersten Gastersegment gefunden. An diesen Stellen werden die Parasiten von den Rasenameisen sehr häufig und lange beleckt. Anfängliche Feindseligkeiten der Rasenameisen können die *Teleutomymex*-Weibchen auch durch besänftigende Fühlerschläge und durch das Besteigen von Arbeiterinnen beenden, von denen sie den Kolonieduft annehmen.

Eine weitere Gruppe arbeiterloser Sozialparasiten zeigt anscheinend keine Degenerationserscheinungen. Sie gleicht in ihrem Äußeren durchaus selbständig lebenden Arten; und auch was ihre innere Organisation betrifft, wurden bislang noch keine gravierenden Verluste bekannt. In aller Regel sind diese Parasiten mit ihren Wirten sehr nahe verwandt und gehören häufig derselben Gattung an. Wenn man einmal davon absieht, daß diese Gruppe parasitischer Ameisen, die KUTTER (1969) als »Kollektiv II« zusammenfaßt, keine Arbeiterinnen hervorbringen, dann unterscheiden sie sich von ihren Wirten nur in recht unbedeutenden Merkmalen. Typisch für diese Parasiten ist lediglich ein ventral gelegener Dornfortsatz am Postpetiolus (»Parasitendorn«), eine schwächere Skulptur ihrer Oberfläche und ein zierlicher Körperbau.

Ein typisches Beispiel für diese Parasitengruppe ist *Leptothorax kutteri*, die BUSCHINGER (1965) in der Umgebung von Nürnberg entdeckt hat und die später auch in der Schweiz gefunden wurde. *Leptothorax kutteri* lebt bei *Leptothorax acervorum* und unterscheidet sich äußerlich von ihren Wirten nur geringfügig. Trotzdem besteht kein Zweifel, daß *Leptothorax kutteri* eine eigene Art darstellt, da sie sich nur mit ihresgleichen und nie mit ihren Wirten paart. Die begatteten Weibchen werden ohne große Schwierigkeiten von Kolonien ihrer Wirtart aufgenommen; sie treffen allenfalls auf geringe Feindseligkeiten, mit denen auch *Leptothorax acervorum*-Weibchen bei der Aufnahme in die polygynen Kolonien ihrer eigenen Art zu rechnen haben. Wie die *acervorum*-Weibchen lassen auch die *kutteri*-Weibchen die Königinnen ihrer Hilfsameisen unbehelligt. Sie reihen

sich in die Gruppe der vorhandenen Königinnen ein und lassen ihre eigene Brut von ihren Wirtsarbeiterinnen großziehen.

Die verschiedenartigen und erheblichen Degenerationen bei *Anergates atratulus* und *Teleutomyrmex schneideri* lassen auf eine lange Entwicklung zum Parasitismus schließen, an deren Anfang wahrscheinlich selbständige Arten standen. Die Degenerationsprozesse betrafen nicht nur verschiedene Merkmale der Geschlechtstiere, sondern führten auch zu einem Abbau der Arbeiterkaste, der bei den *Epimyrmica*-Arten schon weit fortgeschritten ist und bei den arbeiterlosen *Anergates* und *Teleutomyrmex* die Endstufe erreicht hat.

Anders verlief die Entwicklung sehr wahrscheinlich bei den nicht degenerierten Sozialparasiten von der Art der *Leptothorax kutteri*, die sich allem Anschein nach erst vor relativ kurzer Zeit von ihrer Wirtsart abgespalten hat. Eine solche Abspaltung der Parasiten- von der Wirtsart kann man sich nach BUSCHINGER (1965) für *Leptothorax kutteri* folgendermaßen vorstellen. Die Fähigkeit sozialer Insekten, Arbeiterinnen hervorzubringen, ist im Erbgut festgelegt und kann durch eine Verlustmutante verlorengehen. Solche mutierten Weibchen, die keine Arbeiterinnen mehr hervorbringen können, sind natürlich nicht mehr in der Lage, selbständige Kolonien zu gründen. Sie haben nur dann eine Überlebenschance, wenn sie – wie z.B. *Leptothorax acervorum* – polygynen Arten angehören und von artgleichen Kolonien adoptiert werden. Kommt nun zur Verlustmutante noch eine genetische Isolation gegenüber der Stammart hinzu, dann ist damit im Prinzip ein Sozialparasit entstanden, der in Aussehen und Lebensweise *Leptothorax kutteri* entsprechen könnte.

Einen prinzipiell ähnlichen Entwicklungsweg zum Sozialparasitismus diskutierte schon ARNOLDI (1930) im Zusammenhang mit der von ihm erstmals beschriebenen *Symbiomyrma karawajevi*, einer Art, die später in die Gattung *Sifolinia* eingereiht wurde (YARROW, 1968; KUTTER, 1973a).

Ein weiterer nicht degenerierter Sozialparasit ist *Doronomyrmex pacis*. Das erste Exemplar von *Doronomyrmex* entdeckte KUTTER (1945) am Tage des offiziellen Kriegsendes im Jahre 1945 auf dem Gipfel des Eggerhorns in der Schweiz. Damals lief ein einzelnes Weibchen dieser neuen Art über einen Stein, wahrscheinlich auf der Suche nach einer Wirtskolonie. KUTTER nannte diese neu entdeckte Art im Hinblick auf den besonderen Tag ihrer Entdeckung *Doronomyrmex pacis* (Geschenk des Friedens). Der nächste Fund dieser »Friedensameise« gelang trotz emsigen Suchens in der Umgebung des ersten Fundes erst vier Jahre später in der Nähe von Saas-Fee (KUTTER, 1950). Dieser Fund brachte die ersten Männchen dieser Art und außerdem Einblicke in das Verhalten von *Doronomyrmex*, die in das Bild von *Leptothorax kutteri* passen. Auch *Doronomyrmex* läßt die Königinnen ihrer Wirtsart (*Leptothorax acervorum*) am Leben und hindert sie auch nicht an der Produktion von Arbeiterinnen und Geschlechtstieren. Wahrscheinlich stammt auch *Doronomyrmex* – ähnlich wie *Leptothorax kutteri* – von ihren Wirtsameisen ab. Als Hinweis auf eine solche Abstammung beider Arten wurde von KUTTER ein Fund interpretiert, den er in der Umgebung von Saas-Fee machte. KUTTER fand dort in einer Kolonie von *Leptothorax acervorum*

acht *acervorum*-Weibchen, die einen deutlichen ventralen Dornfortsatz am Postpetiolus zeigten, den Parasitendorn also, den *Doronomyrmex*, *Leptothorax kutteri* und noch weitere Sozialparasiten gemeinsam haben. Diese *acervorum*-Weibchen, die nach KUTTER drei Übergangsmutanten von *Leptothorax acervorum* zu *Doronomyrmex* repräsentierten, wurden von ihm später (1967) als *Leptothorax gösswaldi* (Mutante I), *Leptothorax kutteri* (Mutante II) und *Leptothorax buschingeri* (Mutante III) interpretiert: Während *Leptothorax kutteri* und *Leptothorax gösswaldi* sicher gute Arten sind, repräsentiert *Leptothorax buschingeri*, von der bisher nur Männchen bekannt sind, wahrscheinlich nur eine Extremvariante von *Leptothorax acervorum*-Männchen.

Bei *Myrmica laevinodis* und bei *Plagiolepis pygmaea* ist es möglich, daß sich eine Abspaltung zum Sozialparasitismus anbahnt. Bei beiden Arten wurden zwei verschiedene Formen von Geschlechtstieren gefunden, die sich in ihrer Größe erheblich unterscheiden. FABER hat diese verschiedenen Geschlechtstiere bei *Myrmica laevinodis* im Oberbergischen Land (Nordrhein-Westfalen) untersucht und fand dort nicht nur die schon länger bekannten kleinen Weibchenformen (Microgynen), sondern auch verschiedene große Männchen. Diese Männchen ließen sich hauptsächlich zwei verschiedenen Größen zuordnen, die durch Zwischenformen verbunden waren. Die Microgynen traten in dem untersuchten Gebiet nicht gleichmäßig, sondern an bestimmten Stellen gehäuft auf. In allen Kolonien mit normal großen Weibchen fand FABER auch normale Geschlechtstiere als Nachkommen. Microgynen fand FABER nur in Gesellschaft mit Normalweibchen. In diesen Kolonien bestanden die Geschlechtstiernachkommen ausschließlich aus Microgynen und kleineren Männchen. Die normalen Weibchen dieser gemischten Kolonien werden möglicherweise an der Bildung von Geschlechtstieren normaler Größe gehindert. FABER schließt aus seinen Funden, daß sich bei *Myrmica laevinodis* schon zwei getrennte Fortpflanzungskreise herausgebildet haben, wobei die Microgynen auf dem Wege zu einem Sozialparasiten sind, der bei seiner Stammart parasitiert.

Bei *Myrmica ruginodis* wurden kleine Formen von Weibchen und Männchen gefunden, die sich bevorzugt untereinander paaren (BRIAN und BRIAN, 1955). Auch hier könnte sich eine Entwicklung zu Sozialparasiten anbahnen, was ELMES (1976) auch für abweichende Formen in Populationen von *Myrmica sabuleti* diskutiert. Die Microgynen von *Myrmica rubra* hält ELMES (1973b, 1976) dagegen nicht für Vorstufen künftiger Parasiten. Entsprechend den Ergebnissen von HAUSCHTECK (1965) an *Myrmica sulcinodis* und von CROZIER (1970) an zahlreichen Ameisenarten nimmt ELMES an, daß die größeren Weibchenformen von *Myrmica rubra* mit ihren 48 Chromosomen durch Polyploidisierung (Vervielfachung des Chromosomensatzes) entstanden sind. Die Korrelation, die zum Teil zwischen der Größe von Individuen und der Zahl ihrer Chromosomensätze besteht, nimmt ELMES als Hinweis darauf, daß die Microgynen von *Myrmica rubra* eine frühere Stufe der Evolution repräsentieren mit einer geringeren Zahl von Chromosomensätzen. Die Microgynen von *Myrmica rubra* könnten dann spontan durch Reduktion der Chromosomensätze entstehen und nicht etwa eine Ent-



wicklung zu künftigen Sozialparasiten, sondern frühere stammesgeschichtliche Stufen repräsentieren.

Microgynen von *Plagiolepis pygmaea* fand REICHENSBERGER (1911) in zwei *pygmaea*-Kolonien an der Mosel. Bei diesen abnormen Weibchen konnte er beobachten, daß sie in Beobachtungsnestern Eier legten, aus denen sich normale Arbeiterinnen entwickelten. Schon damals wies REICHENSBERGER darauf hin, daß die Möglichkeit nicht ausgeschlossen sei, daß die beschriebenen Microgynen eine »Neubildung und Abzweigung von der Art *pygmaea*« darstellen.

Weitere arbeitertlose undegenerierte Sozialparasiten führt KUTTER (1969) an. Die meisten von ihnen sind noch sehr wenig untersucht, wie z.B. *Myrmica myrmecoxena*, die BUGNION 1874 in einem Nest von *Myrmica lobicornis* bei Anzeindaz ob Gryon-sur-Bex in 1900 m Höhe entdeckt hat und die später nie wiedergefunden wurde. Ebenso wenig weiß man über die Lebensweise von *Myrmica Myrmecophila*, von der WASMANN ein Weibchen in einer Kolonie von *Myrmica sulcinodis* auf der Arlbergpaßhöhe entdeckte. *Camponotus universitatis*, eine weitere Art, die wahrscheinlich in diese Gruppe gehört, wurde seit ihrer Erstbeschreibung von FOREL im Jahre 1890 noch zweimal wiedergefunden; dennoch weiß man über ihre Biologie nur so viel, daß sie in Kolonien von *Camponotus aethiops* lebt.

Mit *Leptothorax gösswaldi* kennt man eine weitere Art, die wie *Doronomyrmex* und *Leptothorax kutteri* in Kolonien von *Leptothorax acervorum* lebt (KUTTER, 1967). Weiterhin gehören in diese Gruppe Sozialparasiten, die von FABER (1969) als Bettelameisen bezeichnet werden – im Gegensatz zu den Meuchelparasiten, die ihre Wirtsköniginnen eliminieren –, einige Sozialparasiten von *Plagiolepis*, besonders von *Plagiolepis pygmaea* und *Pl. vindebonensis*. Diese zwergenhaft kleinen Ameisen sind Bewohner xerothermer Gebiete in Mittel- und vor allem in Südeuropa.

Als ersten Sozialparasiten von *Plagiolepis* beschrieb STÄRCKE (1936) das Weibchen von *Plagiolepis xene*, das offenbar wahlweise in Kolonien von *Plagiolepis pygmaea* und *Pl. vindebonensis* unterkommen kann. KUTTER fand 1952 die Männchen dieser Parasiten, die flügellos sind und in ihrem Äußeren den Weibchen in einem Maße gleichen, daß man die Geschlechter nur schwer unterscheiden kann, wenn die zunächst geflügelten Weibchen ihre Flügel abgeworfen haben. Die Begattung dieser Parasiten findet im Nest unter Geschwistern statt. Die begatteten *xene*-Weibchen können von fremden *pygmaea*- oder *vindebonensis*-Kolonien adoptiert werden. Die Adoption gelingt allerdings nach den bisherigen Laborbeobachtungen nur mit großen Schwierigkeiten. Bemerkenswert ist dabei, daß die *xene*-Weibchen sich unter den Schutz der Wirtsköniginnen zu begeben versuchen, die ihnen weitaus friedlicher begegnen als die Arbeiterinnen. Es ist daher für die Parasitenweibchen gefahrloser, wenn sie sich zu Gruppen koloniegründender Wirtsameisen-Weibchen hinzugesellen. Nach PASSERA (1964) breiten sich die Parasiten wahrscheinlich dadurch aus, daß sie sich Gruppen auswandernder Wirtsameisen anschließen und dadurch von der Mutterkolonie in die Zweigkolonien übernommen werden.

*Plagiolepis grassei* wurde von LE MASNE(1956b,c) in den Ostpyrenäen als Parasit von *Plagiolepis pygmaea* entdeckt. Systematisch scheint diese Art zwischen *Plagiolepis pygmaea* und *Plagiolepis xene* zu stehen, paßt aber insofern nicht ganz in unsere Gruppe von Sozialparasiten, als sie eine, wenn auch geringe Zahl von Arbeiterinnen produziert. Arbeiterinnenlos sind dagegen wieder die *Plagiolepis*-Parasiten, die KARAWAJEW (1931) in Rußland, am Kaspischen Meer, und FABER (1969) in der oberen Wachau (Niederösterreich) gefunden hat. Die von beiden Autoren entdeckten Parasiten gehören zu verschiedenen Arten. KARAWAJEW nannte die von ihm gefundene Art *Plagiolepis regis* und beschrieb sie als selbständig lebende Art. Dabei ist ihm entgangen, daß sich sein Fund tatsächlich aus zwei verschiedenen Arten zusammengesetzt hat, aus den Arbeiterinnen der Wirtskolonie und aus den arbeiterlosen Sozialparasiten, von denen er Weibchen und kleine flügellose Männchen fand. Die von FABER entdeckten Sozialparasiten unterschieden sich nach genauerer Untersuchung so stark von ihren Wirtsarten *Plagiolepis pygmaea* und *Pl. vindebonensis* und ebenfalls von *Pl. xene*, daß sie FABER in eine neue Gattung einreichte und sie *Aporomyrmex ampeloni* nannte. In diese Gattung stellte er auch den von KARAWAJEW entdeckten Parasiten, der nun als *Aporomyrmex regis* bezeichnet wird. Bei *Aporomyrmex ampeloni* fand FABER den seltenen Fall, daß hier vier verschiedene fortpflanzungsfähige Formen vorkommen, geflügelte Männchen, geflügelte Weibchen und ebenfalls ungeflügelte Formen beider Geschlechter. Die Unterscheidung zwischen den Geschlechtern der sich entsprechenden Formen ist auch hier nicht leicht. Äußerlich erstreckt sich der Geschlechtsdimorphismus auf geringfügige Größenunterschiede und auf die Form des Kaurandes der Mandibel. Im Gegensatz zu den Weibchen kommen die beiden Männchenformen in sehr unterschiedlicher Häufigkeit vor. FABER fand nur einen einzigen Pteraner (geflügeltes Männchen) und nimmt angesichts der Vielzahl der von ihm gefundenen Aptaner (ungeflügelte Männchen) an, daß die seltenen Pteraner Atavismen darstellen, Rückfälle also in eine Männchenform, die früher häufiger, wenn nicht ausschließlich vorkam. Die Begattung findet auch bei *Aporomyrmex* im Mutternest statt, wobei die weitaus zahlreichen und äußerst aktiven Männchen keinen Unterschied zwischen geflügelten und ungeflügelten Weibchen machen. Sie versuchen ihr Glück auch bei den Wirtsarbeiterinnen und sogar bei anderen Männchen ihrer eigenen Art. Bei dem Männchenüberschuß von *Aporomyrmex* und bei der ausgeprägten Begattungsfreudigkeit dieser Tiere ist es sichergestellt, daß jedes Parasitenweibchen begattet wird. Nach der Paarung verläßt ein großer Teil der Weibchen das Nest. Die Aufnahme dieser Weibchen in eine fremde Kolonie ihrer Hilfsameisen scheint – nach den Laborbeobachtungen von FABER – über den Abfallhaufen der Wirte zu erfolgen. Die Weibchen werden in auffallender Weise von den Abfällen ihrer Hilfsameisen angezogen und treiben sich lange dort herum. Wahrscheinlich freunden sie sich dort mit den weniger kritischen Innendiensttieren an, die ihre Abfälle aus dem Nest befördern. Durch diesen Kontakt kann es den Parasitenweibchen gelingen, auf weniger gefahrvolle Weise in das Nest ihrer Wirtsart zu gelangen und dort adoptiert zu werden.

Besonders viele arbeiterlose Sozialparasiten des »Bettelameisentyps« entstanden in der Gattung *Myrmica*. Viele dieser Parasiten wurden erst in den letzten Jahren entdeckt und lassen noch viele Fragen zu ihrer Lebensweise offen. Außer den schon genannten *Myrmica*-Parasiten gehören hierher die Arten *Myrmica lampra*, ein Parasit von *Myrmica kuschei*, den FRANCOEUR (1968) in Québec gefunden hat, *Myrmica faniensis* (van BOVEN, 1970), *Sommimyrmica symbiotica* (MENOZZI, 1924), von dem nur ein einziges Weibchen im Apennin, südlich von Modena, gefunden wurde und einige *Sifolinia*-Arten. *Sifolinia kabylica* wurde von CAGNIANT (1970) in Kolonien von *Myrmica aloba* in Algerien gefunden, gemeinsam mit fortpflanzungsfähigen Weibchen der Wirtsart. Von *Sifolinia lemasnei* wurde zunächst nur ein Weibchen als *Myrmica lemasnei* beschrieben (BERNARD, 1968), das LE MASNE 1950 in einer *Myrmica sabuleti*-Kolonie in den Pyrenäen gefunden hat. Dieser erste Fund ging verloren; später fand aber LE MASNE weitere Weibchen und auch Männchen dieses Parasiten, der nach KUTTER (1973a) als *Sifolinia lemasnei* bezeichnet wird. Von *Sifolinia winterae* fand WINTER (1973) als erstes Tier ein flügelloses Weibchen in der Schweiz in 1400 m Höhe, das in seinem Äußeren einer Microgyne von *Myrmica* gleicht. Kurz darauf fand BUSCHINGER weitere Weibchen, zusammen mit Wirts-Arbeiterinnen dieser neuen Art und konnte damit zeigen, daß sie bei *Myrmica rugulosa* parasitiert. BUSCHINGER hielt die Parasiten gemeinsam mit ihren Wirten über ein Jahr im Labor, erhielt aber keine Nachkommen der Parasiten, sondern nur Männchen, die aus den Eiern der Wirts-Arbeiterinnen schlüpften.

Die Liste von Sozialparasiten ließe sich noch um viele Arten erweitern, insbesondere dann, wenn man Arten aus Nord- und Südamerika einbezieht, wie etwa *Manica parasitica*, die bei *Manica* parasitiert, *Pogonomyrmex anergismus* bei *Pogonomyrmex*, *Sympheidole elecebra* bei *Pheidole*, *Aphaenogaster tennesseensis* bei *Aphaenogaster* oder *Pseudoatta argentina* bei der Blattschneiderameise *Acromyrmex*.— Auch aus Australien sind Sozialparasiten des Bettelameisentyps bekannt. Das erste Beispiel dafür fand BROWN (1955). Er entdeckte den neuen Parasiten *Strumigenys xenos* in einer jungen Kolonie von *Strumigenys perplexa*, einer zu den *Dacetini* gehörenden Art, die im feuchten Süden Australiens, in Tasmanien, im Norden Neuseelands und auf verschiedenen benachbarten Inseln verbreitet ist. *Strumigenys xenos* wurde in Nestern mit fortpflanzungsfähigen Weibchen der Wirtsart gefunden und scheint von den meist polygynen Kolonien ihrer Wirte ohne besondere Schwierigkeiten aufgenommen zu werden. Unbekannt sind bislang noch die Ernährung dieses arbeiterlosen Parasiten in der Wirtskolonie und seine Fortpflanzung und Verbreitung.

Einen weiteren Parasiten aus der Gruppe der *Dacetini*, der bei *Strumigenys loriae* parasitiert, fand WILSON (WILSON und BROWN, 1956) auf Neuguinea. Dieser Parasit gehört in die Gattung *Kyidris*, die bis dahin nur aus Japan und Formosa bekannt war. Die *Kyidris*-Weibchen lassen die Wirtsköniginnen ungeschoren und gehören daher auch zu den Bettelameisen. Sie fallen aber insofern aus dem Rahmen dieser Sozialparasiten, als sie auch Arbeiterinnen hervorbringen, die allerdings nicht besonders tüchtig sind. Sie sind nahezu unfähig, Beute zu erjagen,



beteiligen sich nicht an den Bauarbeiten und schaffen es nur recht langsam, die Brut in Sicherheit zu bringen, wenn das Nest geöffnet wird. Andererseits aber zeigen diese Arbeiterinnen, die im übrigen sehr zahlreich sind, nur sehr geringe morphologische Degenerationen. Das läßt darauf schließen, daß es sich bei der *Kyidris*-Art um einen stammesgeschichtlich verhältnismäßig jungen Parasiten handelt.

Bemerkenswert ist es, daß in Australien auch unter den ursprünglichen Ameisen, den Myrmeciinen, ein Sozialparasit gefunden wurde. Der Fund stammt von DOUGLAS (DOUGLAS und BROWN, 1959), der den Parasiten *Myrmecia inquilina* im Gebiet von Badjarning Rocks in einem Nest von *Myrmecia vindex* entdeckte. Die *Myrmecia inquilina*-Weibchen hielten sich in der Nähe der Brut und in der Nachbarschaft der legitimen Wirtskönigin auf. Später wurde *Myrmecia inquilina* erneut im selben Gebiet gefunden (HASKINS und HASKINS, 1964). Anhand dieser neuen Funde zeigte sich, daß die Parasiten ohne Schwierigkeiten von Kolonien ihrer Wirte aufgenommen werden. Die Wirtsköniginnen produzieren bei Anwesenheit der Parasiten weiterhin Geschlechtstiere und Arbeiterinnen, wenn auch in eingeschränktem Maße. Inwieweit allein die Anwesenheit der Parasiten für den Rückgang der Nachkommenzahl bei den Wirten verantwortlich ist, weiß man noch nicht. Nach HASKINS und HASKINS (1964) beruht dieser Rückgang wahrscheinlich darauf, daß die Parasiten die Gastfreundschaft ihrer Wirte mißbrauchen und deren Eier verzehren.

## 10 Xenobiose, Lestobiose, Parabiose und Kleptobiose

Mit **Xenobiose** wird das Verhältnis der Gastameisen zu ihren Wirten bezeichnet. Die Gastameisen gehören nicht zu den Sozialparasiten, obgleich auch sie mit anderen Ameisen zusammenleben und allein nicht lebensfähig sind. Zu den Sozialparasiten zählt man sie aber dennoch nicht, weil sie sich eine gewisse Selbständigkeit bewahrt haben. Sie führen in den Nestern ihrer Wirte ihren eigenen Haushalt und ziehen ihre Brut ohne fremde Hilfe groß. Von ihren Wirten erhalten sie nur Kost und Logis. Wie das Zusammenleben zwischen diesen obligatorischen Gästen und ihren Wirten aussieht, soll am Beispiel von *Formicoxenus nitidulus* genauer dargestellt werden.

*Formicoxenus nitidulus* ist die einzige aus Europa bekannte Gastameise. Die Kolonien dieser Art, die mit weniger als 100 Individuen verhältnismäßig klein sind, leben in geeigneten Hohlräumen in der Nestkuppe von Waldameisen. Äußerlich ist an dieser »glänzenden Gastameise« bemerkenswert, daß die Kasten nicht scharf voneinander getrennt sind. Man findet bei ihnen kontinuierliche Übergänge zwischen Weibchen und Arbeiterinnen, wobei die Zwischenformen vollgültige Weibchen darstellen, die auch begattet werden; in einer Kolonie ist aber jeweils nur ein Weibchen fertil (BUSCHINGER, 1976a). Die Männchen von *Formicoxenus* sind flügellos und gleichen äußerlich den Arbeiterinnen. Bemerkenswert ist außerdem, daß bei den Gastameisen der »Parasitendorn« ausgebildet ist, der sonst nur für bestimmte Sozialparasiten typisch ist. Dieses Merkmal von *Formicoxenus* hat aber wahrscheinlich keine Bedeutung für die Lebensweise der Gastameisen, denn anderen Gastameisen, die man in Amerika gefunden hat, fehlt dieser Fortsatz.

Die Lebensweise von *Formicoxenus* wurde besonders eingehend von STUMPER (1918, 1921b) und von STAEGER (1919, 1923, 1925) untersucht. Ihnen ist aufgefallen, daß sich die Gastameisen fast ausschließlich im Inneren ihrer Wirtsnester aufhalten und nur sehr selten im Freien gesehen werden. Das ließ vermuten, daß *Formicoxenus* von den Waldameisen nicht nur den Nistplatz gestellt bekommt, sondern von ihnen auch Nahrung erhält. STUMPER nahm zunächst an, daß die Nahrung der Wirtsameisen aus den organischen und anorganischen Stoffen besteht, die das Regenwasser beim Durchsickern durch den Nesthügel aufnimmt. Diese Hypothese ließ sich allerdings nicht bestätigen. Stattdessen konnte STAEGER beobachten, daß sich die Gäste von ihren Wirten bedienen lassen, indem sie sich in den sozialen Futterfluß einschalten. Das geschieht entweder dadurch, daß sie ihre Wirte anbetteln und sich von ihnen füttern lassen, oder indem sie die Gelegenheit abpassen, wenn zwei ihrer Wirte sich gegenseitig füttern. Sie erklettern dann rasch den Kopf eines der beteiligten Tiere und holen sich von hier aus einen Teil der weitergegebenen Nahrung. Die Waldameisen dulden ihre ungebetenen Gäste, von denen sie weder merklich geschädigt noch gestört werden. Nur gelegentlich greifen sie ihre Gäste an, die dann bewegungslos zusammengekauert warten, bis der Angriff vorüber ist. Sehr selten nur setzen die Gäste ihren gefährlichen Stachel zur Gegenwehr ein.

Weitere Gastameisen, deren Lebensweise unserer *Formicoxenus* sehr ähnlich ist, kennt man aus Nordamerika. *Leptothorax emersoni* z.B., eine von WHEELER (1903, 1904a, 1919) entdeckte und untersuchte Art, lebt bei *Myrmica brevinodis*. Bei ihr wurde zuerst die Fähigkeit der Gastameisen entdeckt, sich in den sozialen Futterfluß ihrer Wirte einzuschalten. Sie klettern ihren Wirten auf den Rücken und betrihlern von hier aus deren Kopf so lange, bis ein Tropfen Futtersaft erscheint. *Leptothorax diversipilosus*, eine von SMITH (1939, 1956) beschriebene und von ALPERT und AKRE genauer untersuchte Art und *Leptothorax hirticornis* (SMITH, 1939; SNELLING, 1965) sind zwei weitere Gastameisen, die in Amerika gefunden wurden. Beide Arten nisten bei *Formica obscuripes*. Sie gleichen unserer Gastameise sowohl in ihrer Lebensweise wie in der Ausbildung von Zwischenformen zwischen Weibchen und Arbeiterinnen. Auch bei diesen Arten sind die Männchen flügellos und ihren Arbeiterinnen sehr ähnlich. Im Unterschied aber zu *Formicoxenus* besitzen sie keinen Dornfortsatz am Postpetiolus.— Paarungen konnten bei den amerikanischen Gastameisen im Freiland nicht beobachtet werden; allerdings sammelten ALPERT und AKRE sowohl geflügelte Weibchen wie dazugehörnde Männchen in der unmittelbaren Umgebung der Wirtsnester. Das läßt darauf schließen, daß die Paarungen der *Leptothorax hirticornis*-Weibchen mit ihren ungeflügelten Männchen nicht nur im Wirtsnest, sondern auch in seiner Umgebung stattfinden. Die begatteten Weibchen suchen entweder ein neues Wirtsnest auf, oder sie kehren in die Kolonie zurück, aus der sie hervorgegangen sind.

Als **Lestobiose** wird das Verhältnis bezeichnet, das »Diebsameisen« zu einer Reihe verschiedener Ameisenarten unterhalten. Die einzige in Mitteleuropa heimische Diebsameise ist *Solenopsis fugax*, deren Verhalten vor allem aus den Arbeiten von FOREL (1869), WASMANN (1891) und HÖLLDOBLER (1923, 1928, 1965) bekannt ist. *Solenopsis fugax* bewohnt in Mitteleuropa wärmere Gebiete und ist hier stellenweise sehr häufig. Die winzigen gelben *Solenopsis*-Arbeiterinnen treiben feine Gänge in die Nester größerer Ameisenarten vor, kommen dort aus ihren Löchern und vergreifen sich an der Brut und an verwertbarer Nahrung. Danach verschwinden sie wieder in ihren Gängen, wohin ihnen die größeren Ameisen nicht folgen können. Über die chemische Strategie, die sie dabei anwenden, wurde schon berichtet (s.o.). Die von *Solenopsis* heimgesuchten Ameisen sind u.a. *Formica fusca*, *F. rufibarbis*, *F. sanguinea*, *Polyergus rufescens*, *Lasius niger*, *L. alienus*, verschiedene *Myrmica*-Arten, *Tetramorium caespitum* und *Tapinoma erraticum*. Möglicherweise wird man zwei verschiedene Typen von *Solenopsis* zu unterscheiden haben, die nach den Untersuchungen von HÖLLDOBLER (1965) ein erheblich abweichendes Verhalten zeigen. Im Unterschied zu der aus früheren Untersuchungen bekannten *Solenopsis fugax*, die ihre Diebstähle betreibt und im übrigen die bestohlene Ameisenkolonie in Ruhe läßt, fand HÖLLDOBLER eine *fugax*-Kolonie, die einzelne Abschnitte eines Nestes oder auch ganze Nester eroberte, indem sie zuerst die ausgewachsenen Tiere der Kolonie tötete und dann die Brut auffraß.

Weitere Diebsameisen kennt man aus der in Asien und Afrika verbreiteten



Gattung *Carebara*, die mit ihrer diebischen Lebensweise vor allem Termiten heimsuchen. Auch *Monomorium pharaonis*, die heute als Hausameise sehr weit verbreitet ist, lebte in ihrer ostindischen Heimat wahrscheinlich ursprünglich als Diebsameise.

Als **Parabiose** wird eine Form des Zusammenlebens von Ameisen bezeichnet, bei der verschiedene Arten gemeinsam eine Spur benutzen. Diese recht lose Form des Zusammenlebens ist bei Ameisen sehr selten und nur von wenigen Arten bekannt. Parasitisch ist die Parabiose allenfalls in einem bekannten Beispiel (KAUDEWITZ, 1955); andere Beispiele für Parabiose haben mehr indifferenten (WILSON, 1965) oder gar schwach symbiotischen Charakter (WHEELER, 1921; WEBER, 1943).

Der Begriff »Parabiose« stammt von FOREL (1898), der damit das Verhältnis zwischen *Crematogaster linata parabiota* und *Monacis debilis* bezeichnete. Beide Arten leben in südamerikanischen Regenwäldern und nisten gewöhnlich in enger Nachbarschaft in getrennten Nestern, die durch Gänge miteinander in Verbindung stehen. Dennoch ist im Inneren der Nester jede der beiden Arten unter sich, während sie außerhalb der Nester dieselben Spuren bei der Nahrungssuche benutzen. Ein ähnliches Zusammenleben fand WHEELER (1921) zwischen *Crematogaster* und *Camponotus femoratus*. Auch hier benutzen beide Arten dieselben Spuren und zeigen dabei keinerlei Feindseligkeit; sie begrüßen sich vielmehr durch sanfte Fühlerschläge und füttern sich sogar gegenseitig. Darüber hinaus fand WEBER (1943), daß diese Arten gemeinsam ihre Nester verteidigen.

Bei der von KAUDEWITZ (1955) beobachteten Parabiose zwischen *Camponotus lateralis* und *Crematogaster scutellaris* folgt *Camponotus* den von *Crematogaster* gelegten Spuren zu deren Futterplätzen und trägt mit ihnen gleichzeitig die Ausscheidungen von Pflanzensaugern ein. Dabei kommt es gelegentlich zu Feindseligkeiten, die von *Crematogaster* ausgehen, von *Camponotus* aber nicht erwidert werden. Die *Camponotus*-Arbeiterinnen kauern sich währenddessen nur zusammen und gehen in Wartestellung, bis der Angriff vorüber ist.

Die von WILSON (1965) beobachtete Parabiose besteht zwischen der häufigeren *Azteca chartifex* und der seltenen *Camponotus beebi*, die beide auf Trinidad verbreitet sind. Auch hier benutzt *Camponotus* die fremden Spuren; dennoch aber treffen sich beide Arten auf den gemeinsam begangenen Spuren verhältnismäßig selten, weil *Camponotus* meist bei Tage und *Azteca* hauptsächlich nachts auf Nahrungssuche geht. Obwohl *Camponotus* gewöhnlich auf fremden Spuren läuft, kann diese Art auch selber Spuren legen, die dann aber nur von *Camponotus*, nicht aber von *Azteca* begangen werden.

Als **Kleptobiose** wird ein Verhalten bezeichnet, bei dem mit Nahrung heimkehrende Ameisen beraubt werden. Dieses Verhalten kennt man von einigen Fliegen- und Käferarten, aber auch von Ameisen, die an den Straßen fremder Arten lauern und den heimkehrenden Arbeiterinnen ihr Futter abnehmen. Meist geht es den Räubern um tierische Nahrung, bisweilen aber auch um Pflanzenkost (WROUGHTON, 1892; FOREL, 1901; WHEELER, 1910, 1936; ABE, 1971; MASCHWITZ und MÜHLENBERG, 1973a).

Die kleptobiotische *Camponotus rufoglauca* wurde auf Ceylon von MASCHWITZ und MÜHLENBERG (1973a) genauer beobachtet. Dabei zeigte sich, daß hauptsächlich Arbeiterinnen von *Camponotus sericeus* aus Nestern in 4–6 m Entfernung beraubt wurden. Bis zu 3 Raubameisen hielten sich fast ständig vor den Eingängen des *sericeus*-Nestes auf und liefen dort langsam umher. Sobald sich eine heimkehrende *sericeus*-Arbeiterin ihrem Nest näherte, stürzten sich die schnelleren und wendigeren Räuber auf sie, stießen mit geöffneten Mandibeln nach vorn, berührten dabei den Kopf der Angegriffenen und wichen sofort wieder zurück. Die angegriffenen Ameisen wehrten sich nie; sie blieben entweder regungslos stehen oder kugelten sich kurz zusammen und ließen dabei ihre Beute fallen, die von den Angreifern rasch ergriffen und in das eigene Nest getragen wurde. Auf die gleiche Weise wurden auch *sericeus*-Arbeiterinnen angegriffen, die keine Beute transportierten. Das weist darauf hin, daß die Raubameisen zwischen beladenen und unbeladenen Arbeiterinnen nicht unterscheiden können. Es kam sogar vor, daß die Raubameisen ihre eigenen Kollegen auf diese Weise angriffen, die ebenfalls vor dem fremden Nest lauerten. Außer *Camponotus sericeus* griffen die *rufoglauca*-Arbeiterinnen auch Züge der Wanderameise *Aenictus fergusonii* an. Sie lauerten dabei am Rande der stark belaufenen Spur und überfielen die kleinen *Aenictus*, die sich nicht wehrten und den Angreifern ihre Beute überließen.

Die vor den fremden Nestern lauernden *rufoglauca*-Arbeiterinnen scheinen ganz auf ihre räuberische Lebensweise spezialisiert zu sein. Das zeigt die Beobachtung eines Räubers, der auf eine künstlich angelegte Futterstelle mit toten Termiten stieß, die von *sericeus*-Arbeiterinnen ausgebeutet wurde. Er begann nun nicht, die herumliegenden Termiten ebenfalls zu ergreifen, sondern blieb dabei, nur *sericeus*-Arbeiterinnen anzufallen und ihnen die Beute abzunehmen. Andererseits aber sind Kolonien von *Camponotus rufoglauca* sehr wohl in der Lage, sich ohne fremde Hilfe zu ernähren und selbständig tierische Nahrung und Honigtau einzutragen (MASCHWITZ und MÜHLENBERG, 1973a).

## 11 Die Gäste der Ameisen

Unter den Sozialparasiten gibt es eine Reihe von Arten, die die ›Sprache‹ ihrer Wirte so weit beherrschen, daß sie von diesen nicht wie Fremde, sondern wie Mitglieder ihrer eigenen Kolonie behandelt werden. Diese Fähigkeit haben nicht nur Ameisen im Laufe ihrer Stammesgeschichte erworben. Es gibt auch andere Insekten und weitere Arthropoden, die es ›gelernt‹ haben, mit Ameisen zu kommunizieren und daraus Vorteile zu ziehen. Je mehr Kommunikationssignale ihrer Wirte diese **Myrmecophilen** oder ›Ameisengäste‹ kennen und beherrschen und je besser sie die Signale imitieren, desto enger ist ihr Verhältnis zu den Ameisen und desto mehr profitieren sie von ihren Wirten.

Der Glanzkäfer *Amphotis marginatus* kennt im wesentlichen zwei Signale seiner Wirte und kann eines davon grob imitieren. Er erkennt die Spuren von *Lasius fuliginosus* und wartet am Rande dieser Spuren auf heimkehrende Arbeiterinnen. Sobald eine Ameise mit gefülltem Kropf der Spur folgt, stürzt er auf sie zu und bettelt sie an. (Abb. 11.1) Dabei bearbeitet er den Kopf der Ameise mit seinen Fühlern und stößt mit dem Kopf gegen ihre Mundwerkzeuge. Diese Signale reichen gewöhnlich aus, um die Angebettelte zum Hochwürgen von Nahrung zu veranlassen, zumal Ameisen mit gefülltem Kropf verhältnismäßig leicht Futter abgeben. Meist erkennt die Arbeiterin aber bald den falschen Adressaten und geht zum Angriff über. Der Käfer aber, der inzwischen sein Ziel erreicht hat, zieht sich unter seinen kräftigen Rückenschild zurück, drückt die breiten Ränder des Schildes flach auf den Boden und verhakt sich außerdem mit speziellen Borsten seiner Fußglieder im Boden. Damit ist er für die Ameise unangreifbar, die schließlich ihren Weg fortsetzt (HÖLLDOBLER, 1968, 1973b).

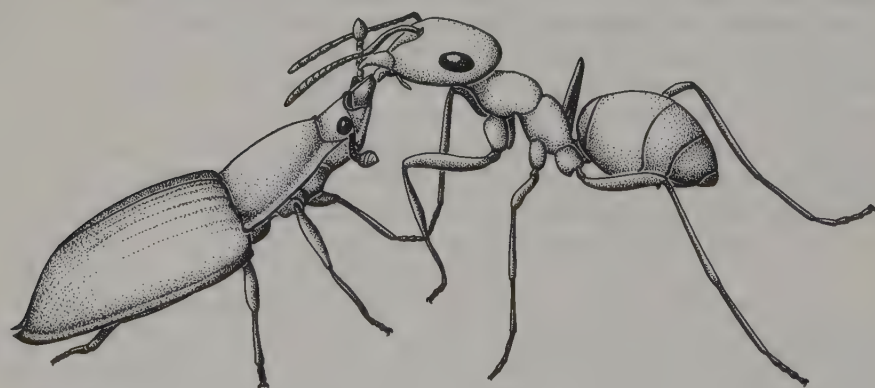


Abb. 11.1: Ein Glanzkäfer (*Amphotis marginatus*) wird von einer *Lasius fuliginosus*-Arbeiterin gefüttert, die er auf der ›Straße‹ angebettelt hat (nach HÖLLDOBLER, 1970b, verändert)



Andere Myrmecophilen, die im Gefolge von Wanderameisen die Brut der Ameisen erbeuten, wurden schon genannt. Sie können die Spuren der Wanderameisen lesen und sind selber vor den Ameisenangriffen durch abschreckend wirkende Substanzen geschützt. Es gibt allerdings auch harmlose Myrmecophilen, wie z.B. Käfer aus der Artengruppe *Deremini*, die den Spuren afrikanischer Wanderameisen folgen und anscheinend nicht von der Brut der Ameisen, sondern nur von Beuteresten und toten Ameisen leben (KISTNER, 1966, 1967). Auch die myrmecophilen Käfer der Gattung *Paralimulodes* sind harmlos. Die winzigen Käfer reiten auf ihren Wirten und plazieren sich dabei so geschickt, daß Gruppen von ihnen immer symmetrisch auf beiden Seiten des Kopfes bzw. des Hinterleibs der Ameisen sitzen (WILSON et al., 1954). Dieses Phänomen wurde von WHEELER (1926) auch für myrmecophile Milben und von PARK (1933) für die Käfergattung *Limulodes* beschrieben. Die Nahrung von *Paralimulodes* und auch von *Limulodes parki* besteht aus organischen Bestandteilen, die von der Cuticula der Ameisen abgeschabt werden. Ob von den Käfern noch zusätzlich Ameisenbrut gefressen wird, konnte bisher weder bestätigt noch ausgeschlossen werden.

Unter den Käfern, die im Gefolge von Wanderameisen gefunden wurden, kennt man besonders aus der Gruppe der Kurzflügler (*Staphylinidae*) solche Arten, die den Ameisen sehr ähnlich sehen (Abb. 11.2). Diese äußere Ähnlichkeit mit ihren Wirten hilft den Käfern aber sicher nicht, von den Ameisen als ihresgleichen akzeptiert zu werden. Dagegen spricht schon die Tatsache, daß die Wanderameisen fast nichts sehen oder völlig blind sind. Wahrscheinlicher ist es, daß diese Käfer durch ihre Ameisenähnlichkeit vor insektenfressenden Vögeln geschützt sind. Das lassen Beobachtungen vermuten, nach denen die Vögel, die



Abb. 11.2: *Myrmeciton antennatum*, ein zu den Staphyliniden gehörender ameisenähnlicher Käfer, der im Gefolge von Wanderameisen gefunden wird (nach WILSON, 1971, aus SEEVERS, 1965, verändert)

den Zügen von Wanderameisen folgen, nicht die Ameisen, sondern andere Insekten erbeuten, die von den Ameisen aufgescheucht werden.

Außer ameisenähnlichen Käfern kennt man vor allem auch ameisenähnliche Spinnen, die sich z.T. auch nach Ameisenart fortbewegen. In seinem Buch über »Mimikry« beschreibt WICKLER (1968) das Verhalten solcher Spinnen folgendermaßen: »Es gibt Spinnen, die täuschend wie Ameisen aussehen und auch zwischen Ameisen an Sträuchern herumlaufen. Spinnen haben acht Beine, Ameisen sechs; die Ameisenspinnen aber laufen auch nur auf sechs Beinen und tasten mit dem vordersten Beinpaar so vor sich hin, wie es Ameisen mit den Antennen tun. Einige Ameisenspinnen stammen aus der Familie der Springspinnen und verraten sich dem Menschen dadurch, daß sie plötzlich mit einem großen Sprung vom Ast verschwinden und dabei einen zarten Sicherheitsfaden ausziehen.« – Eine zu den Springspinnen gehörende ameisenähnliche Spinne, die in Mitteleuropa verbreitete, allerdings sehr seltene *Synagales venator* (Abb. 11.3), wurde von ENGELHARDT (1970) genauer untersucht. *Synagales* verwendet häufig das zweite Beinpaar zum Tasten, während das erste Beinpaar am Boden ist. In ihrem Verhalten gleicht sie den Ameisen, zwischen denen sie herumläuft (*Lasius niger*), außerordentlich. Zur Prüfung der Frage, ob jemand durch die Ähnlichkeit der Spinnen mit den Ameisen getäuscht wird, hat ENGELHARDT Versuche mit handaufgezogenen Blaumeisen durchgeführt.

Die Blaumeisen fraßen häufig und offenbar gern die Puppen der Ameisen. Die aus den Puppen geschlüpften Ameisen dagegen wurden nicht mehr angenom-

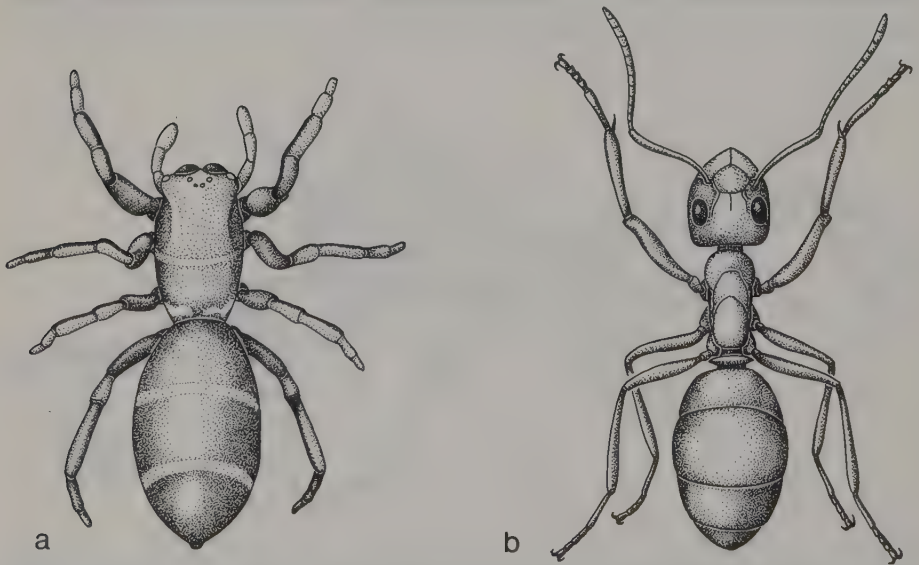


Abb. 11.3: Die ameisenähnliche Spinne *Synagales venator* (a) und eine *Lasius niger*-Arbeiterin (b) (nach ENGELHARDT, 1970, verändert)

men, nachdem die Meisen sie »probiert« hatten. Die Spinnen dagegen, die den Meisen mit der Hand gereicht worden waren, wurden von den Vögeln sofort gefressen. Setzte man aber die Spinnen in eine Petrischale zu frei darin herumlaufenden Ameisen, dann zeigten die Meisen nur »Ekelbewegungen« durch mehrmaliges Schnabelwetzen, fraßen aber nicht. Das spricht dafür, daß die Spinnen durch ihr ameisenähnliches Aussehen und Verhalten zwischen den Ameisen geschützt sind (Batessche Mimikry). Wieweit dieser Schutz auch gegen andere Räuber wirksam ist, weiß man nicht; aber auch ein begrenzter Schutz gegen wenige Räuber kann einen erheblichen selektiven Vorteil für die Spinnen bedeuten.

Der Käfer *Amorphocephalus coronatus* kommt ebenfalls in Mitteleuropa vor und lebt in den Nestern von *Camponotus*-Arten. Beim Eindringen in die Nester seiner Wirte stößt er zunächst auf Schwierigkeiten und wird von den Ameisen angegriffen. Diese Angriffe werden aber bald schwächer, und schließlich wird der Käfer von den Ameisen akzeptiert und kann frei im Nest herumlaufen. Er wird von den Ameisen gefüttert (Abb. 11.4) und wurde auch dabei beobachtet, wie er selber Futter an seine Wirte weitergab, was bisher für Ameisengäste einmalig ist (TOROSSIAN, 1965, 1966; LE MASNE und TOROSSIAN, 1965).

Ameisengäste gibt es nun nicht nur unter den Käfern, sondern auch in vielen anderen Gruppen von Gliederfüßlern (Arthropoden). So kennt man myrmecophile Krebse, Spinnentiere (*Pseudoscorpionida*, *Aranea*, *Acarina*), Urinsekten (*Collembola*, *Thysanura*), Schaben, Netzflügler, Schmetterlingsraupen und Fliegen.

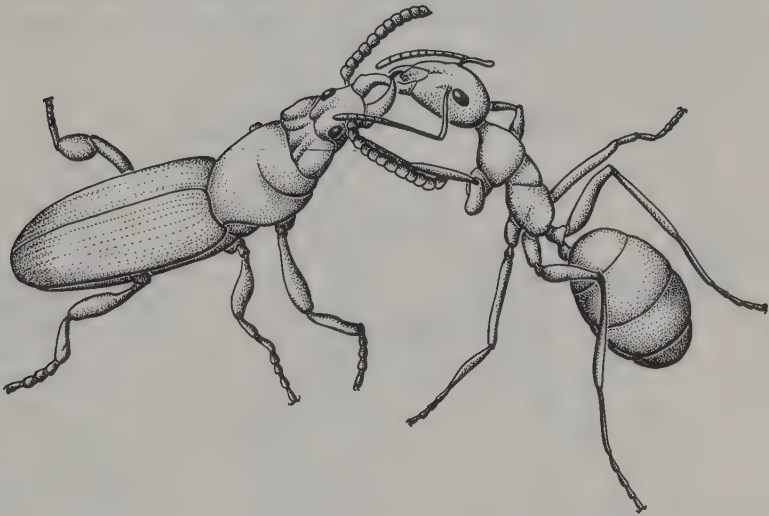


Abb. 11.4: Der Ameisengast *Amorphocephalus coronatus* wird von einer *Camponotus*-Arbeiterin gefüttert (nach LE MASNE und TOROSSIAN, 1965, verändert)



Eine genauere Analyse der Signale, die eine Gast-Wirt-Beziehung ermöglichen, wurde von HÖLLDOBLER am Beispiel von *Dinarda* und vor allem am Beispiel von *Atemeles* durchgeführt.

*Dinarda* gehört zur Käfergruppe der Kurzflügler (Staphyliniden) und lebt bei *Formica*-Arten, hauptsächlich bei der Raubameise *Formica (Raptiformica) sanguinea*. Die Käfer laufen dort in den Nestern herum, dringen aber nicht zu den Brutkammern vor. In den peripheren Teilen der Nester lebt *Dinarda* meist von den eßbaren Dingen, die dort zu finden sind, wie von toten Ameisen, die noch nicht fortgeschafft wurden, und von Nahrungsresten. Gelegentlich versuchen die Käfer auch, sich in den sozialen Futterfluß innerhalb der Ameisenkolonie einzuschalten, und naschen von der flüssigen Nahrung, die von einer Ameise an eine andere weitergegeben wird (Abb. 11.5). Bisweilen betteln die Käfer auch futtereintragende Arbeiterinnen an und veranlassen sie zur Futterabgabe. Dabei werden sie aber meist von den Ameisen als Fremdlinge erkannt und angegriffen. Durch ihre flache Gestalt sind die Käfer für die Ameisen aber schwer angreifbar, vor allem dann, wenn sie sich flach auf den Boden legen (WASMANN, 1889, 1934). Nach HÖLLDOBLER (1971c) aber besitzt *Dinarda* im Hinterleib besondere Drüsen, deren Sekret die Wirtsameisen besänftigt. Während die Ameisen von dem besänftigenden Sekret lecken, geben sie den Käfern die Gelegenheit, unangefochten zu entkommen.

Weit besser als *Dinarda* sind die Käfer der *Lomechusa*-Gruppe an ihre myrmecophile Lebensweise angepaßt. Die *Lomechusa*-Gruppe besteht aus den europäischen Käfergattungen *Lomechusa* und *Atemeles* und aus der in Nordamerika und Mexiko verbreiteten Gattung *Xenodusa*. Typisch für diese Gruppe von Ameisengästen aus der Familie der Kurzflügler ist es, daß sie Zutritt zu den Brutkammern ihrer Wirtsameisen haben und daß auch ihre Larven in die Kolonien

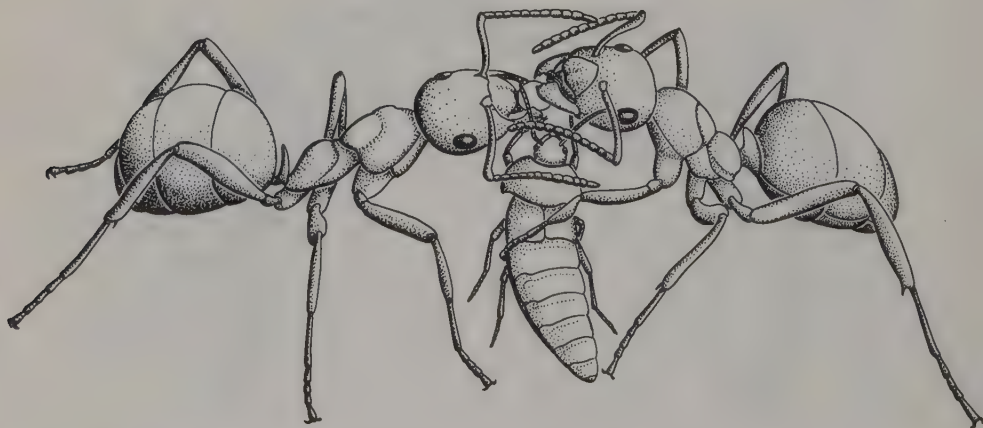


Abb. 11.5: Der Käfer *Dinarda* (Staphylinide) schaltet sich in den sozialen Futterfluß von *Formica*-Arbeiterinnen ein (nach HÖLLDOBLER, 1971c, verändert)

der Ameisen integriert sind. Einzig die Puppen dieser Arten sind an das Leben bei den Wirtsameisen schlecht angepaßt, wie aus ihrer hohen Sterblichkeit hervorgeht. Während nun *Lomechusa* die gesamte Entwicklung bei einer Wirtsart durchmacht und dieser Art auch später treu bleibt, zeigen *Atemeles* und auch *Xenodusa* einen regelmäßigen Wirtswechsel. *Atemeles* verbringt den Sommer – und damit auch die Larvenzeit – in Nestern von *Formica* und wechselt im Winterhalbjahr in Nester von *Myrmica*-Arten. *Xenodusa* dagegen lebt im Winter in Nestern von *Camponotus*, im Sommer in *Formica*-Nestern (WASMANN, 1910b, 1920).

Die Signale, die es den Käfern ermöglichen, sowohl als Larven wie auch als ausgewachsene Käfer von verschiedenen Wirten adoptiert zu werden, wurden von HÖLLDOBLER (1967a,b, 1970a) am Beispiel von *Atemeles pubicollis* genauer untersucht. Die Larven von *Atemeles pubicollis* findet man im Freiland besonders häufig in Nestern von *Formica polyctena*. Sie werden von ihren Wirten gemeinsam mit ihren eigenen Larven gehalten und werden häufiger beleckt und bei Störung des Nestes eher in Sicherheit gebracht als die eigene Brut. Die *Atemeles*-Larven ihrerseits fressen zunächst ungeniert von der Brut ihrer Wirte, wie schon WASMANN (1920) beobachtet hat, werden aber mit zunehmendem Alter immer häufiger von ihren Wirten gefüttert. Das Füttern der *Atemeles*-Larven beginnt meist damit, daß sie von den Brutpflegerinnen mit Maxillen und Fühlern betastet werden. Die Käferlarven krümmen sich daraufhin weit nach hinten und suchen durch pendelnde Kopfbewegungen Kontakt mit dem Kopf der Ameisen

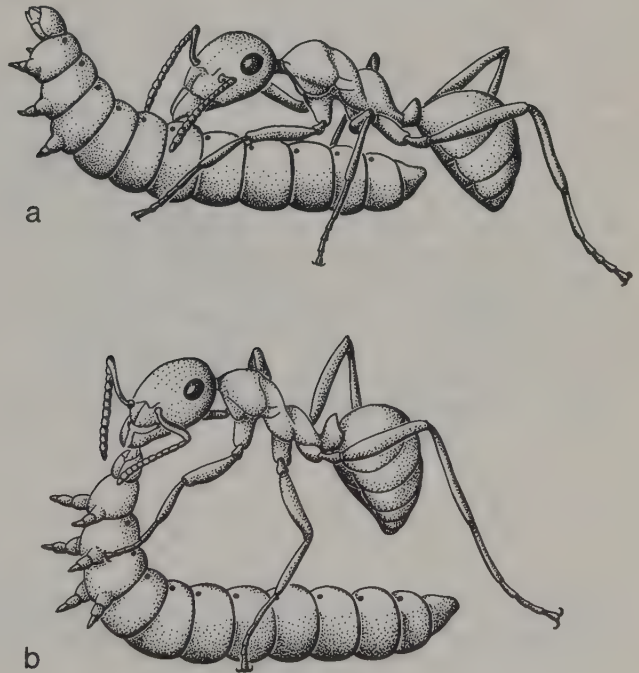


Abb. 11.6: Waldameisen-Arbeiterin beim Füttern einer *Atemeles*-Larve. a: Die Larve sucht durch pendelnde Bewegungen Kontakt mit der Ameise und wird, wenn der Kontakt hergestellt ist (b), von dieser gefüttert. Die Hautdrüsen der Larve sind schwarz eingezeichnet. (nach HÖLLDOBLER, 1971c, verändert)

(Abb. 11.6a). Sobald dieser Kontakt hergestellt ist, stößt die Käferlarve mit ihrem Labium gegen das Labium der Ameise (Abb. 11.6b) und löst damit das Hochwürgen der flüssigen Nahrung aus. Damit imitieren die Käferlarven die Signale, mit denen auch Ameisenlarven um Futter betteln. Die Bevorzugung vor den Larven ihrer Wirte erreichen die *Atemeles*-Larven durch die Sekrete von Hautdrüsen, die auf dem Rücken der Larven liegen. Diese Sekrete der Larven lassen sich mit Aceton herauslösen. Tränkt man mit diesen Extrakten kleine Filterpapierstücke, dann werden auch diese Filterpapierstücke zu den Ameisenlarven gelegt. Wahrscheinlich imitieren die Käferlarven mit den Sekreten ihrer Hautdrüsen die Attraktivstoffe der Ameisenlarven. Dafür spricht auch die Beobachtung, daß die Larven von *Atemeles pubicollis* von allen Ameisenarten und nur von diesen adoptiert werden, deren Larven untereinander ausgetauscht werden können (HÖLLDOBLER, 1967a,b).

Der Nestwechsel der *Atemeles*-Käfer und das Auffinden der neuen Wirte geschieht nach HÖLLDOBLER (1969a,b, 1970a) auf folgende Weise: Die erwachsenen Tiere von *Atemeles pubicollis* verlassen 6–9 Tage nach dem Schlüpfen das *Formica*-Nest. Während dieser Zeit zeigen die Käfer eine »Hellstimmung« und eine hohe Bewegungsaktivität. Sie werden dadurch aus dem Waldbiotop von *Formica* heraus und in das Wiesenbiotop der Knotenameisen geführt. Außerdem orientieren sich die Käfer auch noch chemisch, indem sie positiv auf den spezifischen Duft der *Myrmica*-Arten reagieren und diesen Duft auch dann noch erkennen und anlaufen, wenn er mit dem Duft anderer Ameisenarten gemischt ist.

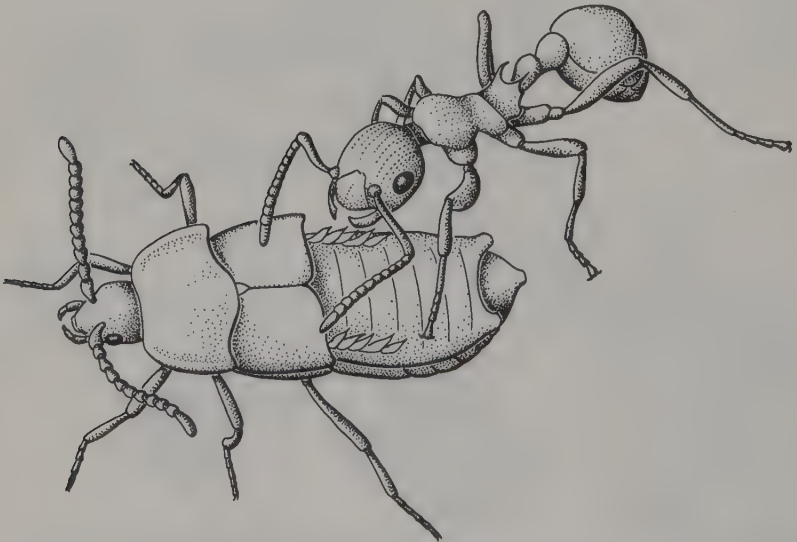


Abb. 11.7: Szene aus der Adoption von *Atemeles pubicollis* in eine *Myrmica*-Kolonie. Der Käfer wird von einer *Myrmica*-Arbeiterin an den Borstenbüscheln geleck, die mit »Adoptionsdrüsen« in Verbindung stehen (nach HÖLLDOBLER, 1970a, verändert)



Nachdem die Käfer ein Nest ihrer Winterwirte erreicht haben, dringen sie nicht sofort ein, sondern warten vor den Eingängen, bis sie von den *Myrmica*-Arbeiterinnen eingetragen werden.

Die Adoption der Käfer gelingt in aller Regel. Dafür sorgen Sekrete einzelliger Drüsen, die am oberen Rand des Hinterleibs liegen (Abb. 11.7), und außerdem noch »Besänftigungsdrüsen« am hinteren Körperende. Für den Notfall sind die *Atemeles*-Käfer auch noch mit einer Wehrdrüse ausgerüstet, die auch bei *Lomechusa* gefunden wurde. Bei *Lomechusa* enthält diese Drüse vor allem den Kohlenwasserstoff Tridecan (BLUM et al., 1971), der auch bei ihren Wirten (*Formica sanguinea*) als Verteidigungssubstanz gefunden wurde (BERGSTRÖM und LÖFQVIST, 1968). Im Nest der *Myrmica*-Arten imitieren die *Atemeles*-Käfer die Bettelsignale ihrer Wirte so gut, daß sie wie Artgenossen gefüttert werden (HÖLDOBLER, 1970a).

Nach WASMANN (1915) zeigt auch *Lomechusa* sowohl im Herbst (nach dem Schlüpfen), als auch im Frühjahr (zur Zeit der Kopulation) eine Wanderphase, bei der die Käfer das Nest ihrer Wirte verlassen. Sie wechseln allerdings nicht wie *Atemeles* die Wirtsart, sondern nur die Wirtskolonie und werden von einer anderen Kolonie derselben Art erneut adoptiert. Die Wanderphasen von *Lomechusa* liegen genau in der Zeit, in der *Atemeles* die Wirtsart wechselt. Die Bedeutung des Wirtswechsels wird nach HÖLDOBLER (1967a, 1970a) dann verständlich, wenn man den Jahreszyklus von *Formica* und *Myrmica* mit der Individualentwicklung von *Atemeles* vergleicht. In den Kolonien von *Formica* ist das Futterangebot zur Zeit der Brutaufzucht am größten. In diese Zeit fällt auch die Larvenentwicklung von *Atemeles* in Nestern von *Formica*-Arten. Von August bis Mitte September nimmt die Zahl der Larven in den *Formica*-Nestern ab – *Formica*-Kolonien überwintern ohne Brut – und damit wird der soziale Futterfluß entsprechend reduziert. In dieser Zeit schlüpfen die *Atemeles*-Käfer, deren Spermatogenese und Oogenese zur Zeit des Schlüpfens noch nicht abgeschlossen ist. Zum Abschluß der Samen- und Eireifung brauchen die Käfer hochwertiges Futter, das sie in den Nestern von *Myrmica*-Arten finden, die mit Brut überwintern und daher den unreduzierten Futterfluß bis zum Beginn der Kältepause aufrecht erhalten. Da die *Atemeles*-Käfer außer flüssiger Nahrung auch noch Ameisenbrut fressen, finden sie in den *Myrmica*-Nestern auch in der Winterzeit noch die Eiweißnahrung, die ihnen hilft, ihre Entwicklung bis zum kommenden Frühjahr zu vollenden. Dann kehren die Käfer wieder in die *Formica*-Nester zurück, und zwar genau dann, wenn dort wieder die Brutaufzucht beginnt (HÖLDOBLER, 1970a).

## 12 Die Nester der Ameisen

Die Fähigkeit der Ameisen, sich in ihren verschiedenartigen Biotopen zu behaupten, setzt unter anderem voraus, daß sie es fertiggebracht haben, sehr unterschiedliche Nistplätze auszunutzen und sie vielfach durch besondere Bauten ihren Lebensbedürfnissen anzupassen. Die Findigkeit der Ameisen im Ausnutzen bestehender Nistmöglichkeiten und das Geschick vieler Arten beim Bau ihrer Nester werden gemeinhin nicht sonderlich gewürdigt. Anders als die Termiten sind die Ameisen nicht als besonders geschickte Baumeister berühmt, und selbst die imponierendsten Bauten unserer einheimischen Arten werden schlicht als »Ameisenhaufen« bezeichnet.

Tatsächlich aber sind die Ameisenhaufen unserer einheimischen Weg- und besonders unserer Waldameisen in ihrem Inneren reich gegliedert und beherbergen ihre Bewohner in einer geordneten Struktur aus Kammern und Gängen. Sie stellen sinnvolle und kunstgerechte Bauwerke dar, die durch ihre Lage und durch ihren Bau die verschiedenen Temperatur- und Feuchtigkeitsbedingungen erfüllen, die für die Entwicklung der Brut notwendig sind. In begrenztem Umfang können einige Arten auch die Temperatur und die Feuchtigkeit im Inneren des Nestes direkt beeinflussen. Das geschieht bei den Waldameisen dadurch, daß sich die Arbeiterinnen im zeitigen Frühjahr auf dem Nesthügel von der Sonne aufheizen lassen (»Sonnungsperiode«) und dann die gespeicherte Wärme wie lebende Öfen im Nestinneren wieder abgeben. Die Nestfeuchtigkeit regulieren einige Arten dadurch, daß sie Wasser eintragen, wie z.B. *Monomorium pharaonis* (SUDD, 1960, 1962), die auf diese Weise Nistplätze von 58–66 % rel. Luftfeuchtigkeit bewohnen kann (PEACOCK et al., 1955).

### 12.1 Ameisen ohne Nester

Ameisen ohne permanente Nester sind vor allem die Wanderameisen, die in der Unterfamilie der Dorylinen zusammengefaßt werden. Ihr Lebensrhythmus ist durch zwei verschiedene Phasen geprägt, durch die nomadische und die stationäre Phase. Während der nomadischen Phase wechseln die Kolonien zum Teil täglich ihren Biwakplatz. Sie ziehen tagsüber weiter und tragen dabei in großer Menge Beute ein, die sie zum größten Teil an ihre Brut im alten Biwak verfüttern. Mit beginnender Dunkelheit wird häufig ein neues Biwak aufgeschlagen; das alte Biwak wird aufgelöst, und die im alten Biwak verbliebenen Arbeiterinnen ziehen mit Königin und Brut in das neue Domizil um. Die Zugaktivität während der nomadischen Phase, die eine ausreichende Versorgung der zahlreichen Nachkommen mit Nahrung garantiert, wird sehr wahrscheinlich durch das Sekret der Labialdrüse der Larven aufrechterhalten (WANG und HAPP, 1974). Dieses Sekret wird dann nicht mehr produziert, wenn sich die Larven verpuppen; gleichzeitig sinkt der Nahrungsbedarf der Kolonie erheblich. Mit dem Verpuppen der Larven erlischt die Zugaktivität der Wanderameisen, und es beginnt die stationäre Phase,

während der die Biwaks über längere Zeit beibehalten werden. Die in der stationären Phase eingetragene Nahrung kommt zu einem größeren Teil der Königin zugute. Ihr Hinterleib schwillt unförmig an, sie wird in einem Maße physogastisch, wie es für Ameisen einzigartig ist, und beginnt kurz darauf mit dem Eierlegen. Die jungen Larven schlüpfen aus den Eiern etwa zu der Zeit, wenn aus den Larven der vorigen Generation junge Arbeiterinnen hervorgegangen sind. Mit dem Schlüpfen der jungen Arbeiterinnen, ausgelöst durch ein Pheromon der frisch geschlüpften Tiere, beginnt die Zugaktivität erneut (TOPOFF, 1972), die den Beginn der neuen Wanderphase kennzeichnet. Sie wird wieder durch das Sekret der Labialdrüse der neu entstandenen Larven aufrecht erhalten, und der Zyklus beginnt erneut (Abb. 12.1). Die Grundzüge dieses Zyklus wurden von SCHNEIRLA entdeckt, der als Psychologe von 1932 bis zu seinem Tod im Jahre 1968 das Verhalten südamerikanischer Wanderameisen sowohl im Labor wie unter natürlichen Bedingungen untersucht hat.

Bevor auf den Bau der Wanderameisen-Biwaks genauer eingegangen wird, muß zunächst zwischen zwei Entwicklungsrichtungen innerhalb der Dorylinen unterschieden werden, zwischen den oberflächenadaptierten, den epigäischen und den hypogäischen Arten. Zu den epigäischen Arten zählen besonders die Arten der Gattungen *Eciton*, *Aenictus* und – weniger ausgeprägt – die *Neivamyrmex*.

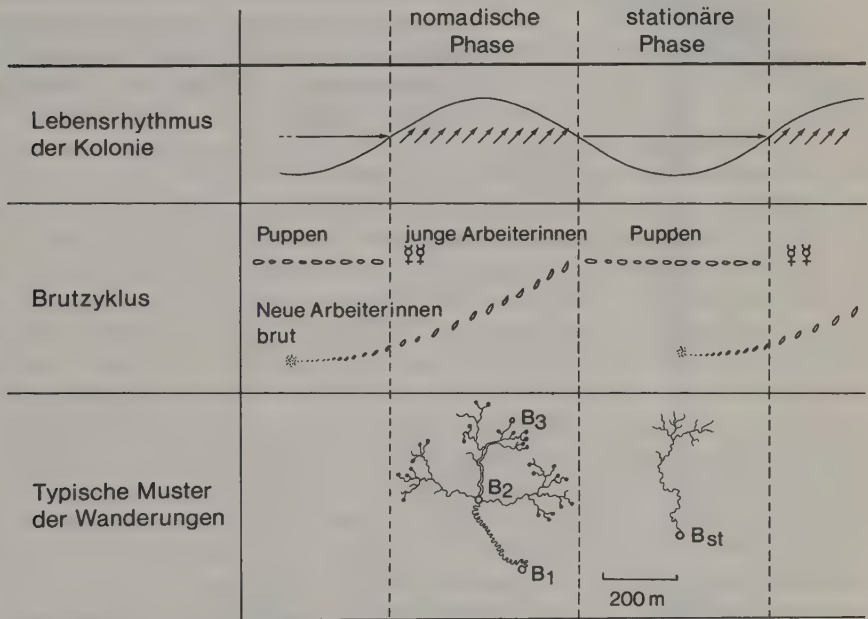


Abb. 12.1; Verschiedene Phasen im Verhalten der Wanderameise *Eciton hamatum*. B: Biwakplätze der nomadischen (B-1-3) und der stationären Phase (B-st), Pfeile: Ausgedehnte Wanderungen am Tag und Emigration während der Nacht (nach SCHNEIRLA, 1971)



*mex*-Arten. Hypogäisch sind die *Dorylus*-, *Anomma*-, *Labidus*- und die *Nomamyrmex*-Arten. *Eciton*, *Neivamyrmex*, *Labidus* und *Nomamyrmex* kommen nur in Süd- bzw. Mittelamerika vor, die übrigen Gattungen sind Vertreter der Alten Welt, leben also in Afrika, Südostasien und Australien. – Wir gehen zunächst auf die Verhältnisse bei den epigäischen Arten ein, also auf die Verhältnisse, wie sie am typischsten bei *Eciton* und *Aenictus* ausgeprägt sind.

Ein Biwak ist kein Nest im üblichen Sinn, das von den Ameisen im Boden oder in anderem Substrat angelegt wird; es wird vielmehr aus lebenden Nestgenossen gebildet, die sich an geeigneter Stelle zusammenschließen. Der Zusammenschluß der Wanderameisen zu einem Biwak beginnt damit, daß die Arbeiterinnen mit sinkender Helligkeit des Tageslichtes und fallenden Temperaturen in geringerem Maße auf Reize reagieren, die von Beutetieren kommen. Damit verlangsamt sich der Zug und gleichzeitig dominieren solche Reize, die aus der eigenen Kolonie stammen, wie Spursubstanz, Kolonieduft und taktile Reize der Kolonienmitglieder. In dieser Situation klumpen sich die Ameisen zusammen, indem sie sich gegenseitig an den Beinen fassen, die durch die Form und die Größe der Krallen gut aneinander klammern. Ausgehend von einem solchen Klumpen entsteht meist

eine herabhängende Kette von Ameisen (Abb. 12.2), die bald dichter und dicker wird und immer mehr Mitglieder der Kolonie bindet. Schließlich entsteht das Biwak in einem langsamen Prozess, in dessen Verlauf meist gleichzeitig an verschiedenen Stellen Biwaks begonnen werden, bis man sich schließlich auf eines einigt.



Abb. 12.2: Kettenbildung einer Laborkolonie der Wanderameise *Eciton hamatum*, die unter natürlichen Bedingungen den Bau eines Biwaks einleitet (nach SCHNEIRLA, 1971, verändert)

Ein fertiges Biwak ist schließlich eine Traube lebender Ameisen, die die Kolonie in sich einschließt. Es ist in hohem Maße geordnet. In der Peripherie sind die älteren und robusteren Arbeiterinnen versammelt, im Inneren die jüngeren. Alle zusammen umschließen die Königin und die gesamte Brut, die durch Öffnungen und Gänge, die in dem Geflecht aus lebenden Ameisen ausgespart bleiben, in das Innere gelangen. Auf diesen Gängen herrscht gewöhnlich geschäftiges Treiben aus- und einlaufender Ameisen, die meist mit Brut oder Beute beladen sind. Zu Beginn der nomadischen Phase ist auch das Innere des Biwaks streng gegliedert. Königin, Brut und Beutetiere sind auf verschiedene Kammern verteilt, die durch Gänge miteinander in Verbindung stehen. Gegen Ende der nomadischen Phase werden die Biwaks voluminöser und verlieren an Ordnung und Festigkeit.

In dieser faszinierenden Zusammenarbeit eines mehrere Mio. Tiere umfassenden Volkes erfüllen die Biwaks insgesamt 4 verschiedene Aufgaben. Sie dienen als Basis und als Zentrum für die Operationen der Kolonie, als Obdach und Unterschlupf, als Inkubator für die Brut und als Reservoir für die Population. Diese vier Funktionen gelten hauptsächlich für die Biwaks epigäischer Arten und besonders für die Gattung *Eciton* (SCHNEIRLA, 1971).

Als Basis und Zentrum für die Operationen der Kolonie dienen die Biwaks vor allem tagsüber, wenn die Arbeiterinnen in verschiedenen Richtungen auschwärmen und Beute machen. Mit beginnender Dunkelheit wird an einer anderen Stelle ein neues Biwak errichtet und dann vom alten Biwak aus der Umzug der Königin und der Brut organisiert.

Während der Nacht und während des folgenden Tages dienen die Biwaks der Kolonie bzw. einem Teil der Kolonie als Obdach. Für die im Biwak Beherbergten und ebenfalls für seine Errichter kommt es darauf an, daß Temperatur und Feuchtigkeit in einem erträglichen Bereich bleiben. Das wird hauptsächlich dadurch erreicht, daß die Biwaks bevorzugt an Stellen errichtet werden, die feucht und schattig sind. Wenn sich aber am folgenden Tag herausstellt, daß ein Biwak in der Sonne hängt, können die Ameisen der Sonne ausweichen. Das beginnt damit, daß die von der Sonne beschienenen Tiere unruhig werden, dann den Verband verlassen und sich an einer schattigen Stelle wieder in das Biwak einfügen. Wenn durch solche Verlagerungen von Tieren der Sonne nicht auszuweichen ist, kann sich das Biwak auch ganz auflösen und sich an anderer Stelle erneut zusammenschließen.

Geringere klimatische Schwankungen im Inneren der Biwaks werden auf andere Weise reguliert. Sinkt etwa die Außentemperatur so weit ab, daß die Temperatur im Inneren des Biwaks unter ein kritisches Maß zu sinken droht, dann werden die Eingänge des Biwaks verschlossen und die Außenwände durch Arbeiterinnen aus dem Inneren so weit verstärkt, daß mehr Wärme im Biwak bewahrt bleibt. Bei steigenden Außentemperaturen dagegen lösen sich Arbeiterinnen aus den Außenwänden des Biwaks und erreichen damit, daß die Wände porös werden und die Luftzirkulation im Inneren erhöht wird. Das hat zur Folge, daß im Biwakinneren mehr Flüssigkeit verdampft und die Temperatur gegenüber außen absinkt. Mit diesen Mitteln wird erreicht, daß im Inneren der Biwaks gleichmäßi-

gere Temperaturen herrschen als in ihrer Umgebung. In den Tropenwäldern etwa, in denen *Eciton* lebt, schwanken die Temperaturen in der Umgebung der Biwaks täglich zwischen etwa 22°C und 30°C, während sie im Inneren der Biwaks nur um maximal 3°C variieren.

Die Biwaks epigäischer Wanderameisen können an den verschiedensten Stellen gebildet werden und unterschiedliche Formen annehmen (Abb. 12.3). *Eciton burchelli* z.B. biwakiert meist als Traube an bis zu 30 m hoch gelegenen Ästen von Bäumen. *Eciton hamatum* dagegen biwakiert nicht höher als 1 m über dem Boden. Die Form dieser Biwaks gleicht häufig einem Vorhang, der schräg abfallend zwischen einem Baumstamm oder zwischen einem Ast und dem Boden gespannt ist. Andere *Eciton*-Arten wie *E. mexicanus*, *E. vagans* und *E. dulcis* suchen sich dunklere und feuchtere Plätze für ihre Biwaks aus (SCHNEIRLA, 1947; BORGMEIER, 1955; RETTENMEYER, 1963). Die Biwaks der stationären Phase werden von den *Eciton*-Arten – mit Ausnahme von *E. burchelli* und *E. hamatum* – an noch geschützteren und meist unterirdischen Stellen angelegt. In der Gattung *Aenictus* reicht das Spektrum von ausgeprägt oberirdischen Arten, wie *Aenictus laeviceps* und *Aenictus gracilis*, bis zu mehr oder weniger unterirdisch lebenden Arten wie etwa *A. aratus*, die auch ihre Biwaks der nomadischen Phase unter Steinen oder in Erdhöhlen anlegt (SCHNEIRLA und REYES, 1966).

Die ausgeprägt hypogäischen Arten unterscheiden sich in mehrfacher Hinsicht von ihren epigäischen Verwandten. Entsprechend ihrer unterirdischen Lebensweise sind ihre Augen noch leistungsschwächer als bei den oberirdischen Arten

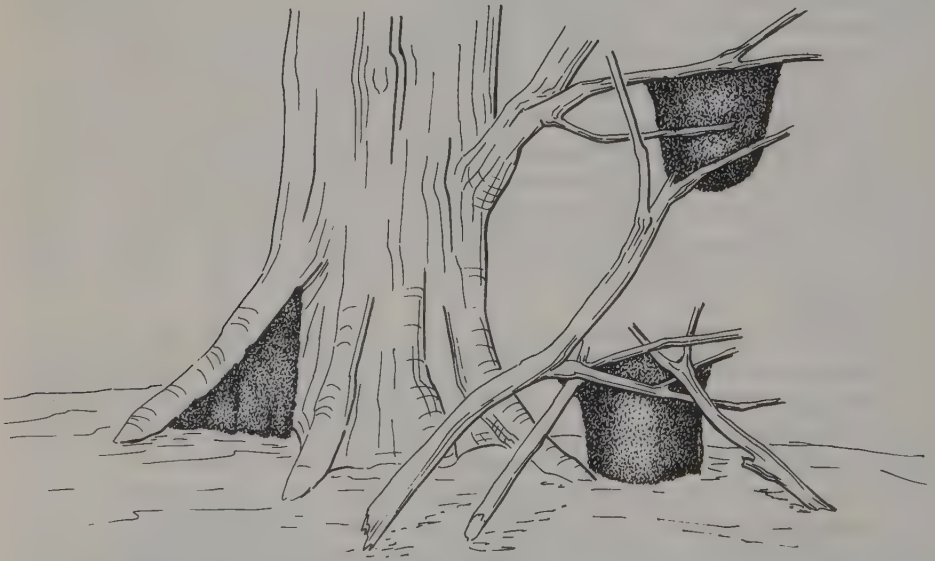


Abb. 12.3: Verschiedene Biwak-Formen von Wanderameisen der Gattung *Eciton* (nach SUDD, 1967b, aus SCHNEIRLA, BROWN und BROWN, 1954, verändert)



oder ganz funktionslos. Die Biwaks werden alle unterirdisch in Tiefen bis zu 4 m angelegt, z. T. auch in selbstgegrabenen Erdlöchern, wie bei *Anomma* (RAIGNIER und v. BOVEN, 1955). Bei ihrer meist unterirdischen Lebensweise sind die hypogäischen Arten nicht fähig – haben es allerdings auch nicht nötig –, die Klimabedingungen im Inneren ihrer Biwaks aktiv zu regulieren.

## 12.2 Erdnester

Erdnester sind bei Ameisen besonders weit verbreitet und gelten, insbesondere in der Unterfamilie der Ponerinen, als urtümlich und ursprünglich. Dafür spricht die Beobachtung, daß die primitiveren Ponerinengattungen, wie *Ectatomma*, *Paraponera*, *Harpegnathus*, *Dinoponera*, *Streblognathus*, *Megaponera* und *Odontoponera*, aber auch die meisten Myrmicinen im Boden nisten. Außerdem spricht dafür, daß nur die Mitglieder des poneroiden Komplexes stridulieren können und damit über ein Kommunikationssystem verfügen, von dem wir zumindest bei den Blattschneiderameisen wissen, daß es als Untergrundalarmsystem dient (MARKL, 1973a). Ob darüber hinaus alle Ameisen von Bodenbewohnern abstammen, ist nicht sicher. Nach einer Theorie von MALYSHEV (1968) gehen die Ameisen nicht auf Boden-, sondern auf Baumbewohner zurück (s. u.).

Die Erdnester der Ameisen sind recht uneinheitlich und zeigen erhebliche Unterschiede zwischen sehr wenig strukturierten Nestern bis hin zu den komplizierten Gebilden unserer Waldameisen oder der südamerikanischen Blattschneiderameisen. Bei einigen Arten werden die Nester zwar in der Erde angelegt, dann aber in morschem Holz fortgesetzt, wie man es gelegentlich bei unseren Wegameisen (*Lasius niger*) beobachten kann, bei denen es aber auch wie bei den Roßameisen den umgekehrten Fall gibt, daß Nester im Holz begonnen und in der Erde weitergebaut werden (vgl. z.B. EIDMANN, 1928b).

Erdnester von sehr einfachem Bau findet man z.B. bei der australischen *Myrmecia dispar* (GRAY, 1971a). In einer jungen Kolonie besteht das Nest aus einem schmalen Gang, der nahezu senkrecht in den Boden führt und an seinem Grund zur Brutkammer erweitert ist. In der Nähe der Bodenoberfläche geht ein Seitengang ab, der blind endet und mit den Abfällen der Kolonie angefüllt wird (Abb. 12.4a). Mit dem Wachstum der jungen Kolonie gewinnt der Bau an Tiefe; der Hauptgang reicht anfänglich 15, später etwa 80 cm in den Boden. Außerdem werden weitere horizontale Seitengänge gegraben, die in alle Richtungen führen können. Auf diese Weise entstehen schließlich Nester vom Typ der Abb. 12.4b), die in ihren wesentlichen Elementen weiterhin den Gründungsnestern gleichen. In beiden Fällen befinden sich Brut und Königin am tiefsten Punkt des Nestes und damit zugleich an seinem sichersten und an seinem feuchtesten Ort, was vor allem in Wüsten- und Steppengebieten wichtig ist. Nur zur Zeit starker Vermehrung der Kolonie werden auch die höher gelegenen Wohnkammern mit Brut belegt. Die Abfälle der Kolonie, die sich aus den Puppenhüllen, den toten Kameraden und den ungenießbaren Überresten der Beutetiere zusammensetzen, werden an

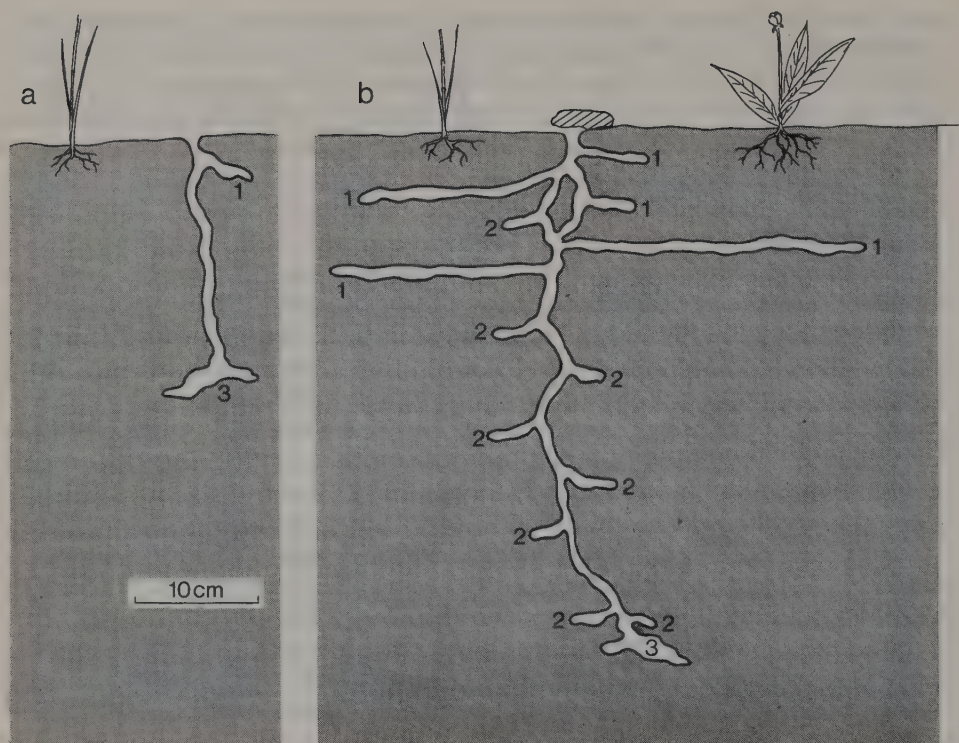


Abb. 12.4: Nester von *Myrmecia dispar*; a. Gründungsnest; b. Nest einer etablierten Kolonie; 1: Abfallkammern; 2: Nestkammern; 3: Hauptbrutkammer (nach GRAY, 1971, verändert)

den unsichersten und zugleich unwohnlichsten Seitenstollen, 3–20 cm unter der Bodenoberfläche gesammelt. Die Eingänge der Nester sind gewöhnlich unter Zweigen, Blättern oder Grasbüscheln verborgen; dadurch und durch die unterirdische Lagerung der Nestabfälle sind die Nester von außen nur schwer zu erkennen.

Ähnliche Nester mit vertikal in den Boden gegrabenen Stollen legen auch Ameisen aus höher entwickelten Unterfamilien an, wie die in Mitteleuropa verbreitete *Formica fusca*, die im Mittelmeergebiet heimische *Prenolepis imparis*, die nordamerikanische *Pogonomyrmex badius* und verschiedene Arten von Körnerameisen, wie *Messor*-Arten oder auch *Veromessor pergandei*. Die Nester von *Formica fusca* bestehen aus einer Vielzahl vertikaler Stollen, die bis zu 70 cm in den Boden führen; von diesen Stollen gehen kurze Brutzellen ab (BRIAN und DOWNING, 1958). Wesentlich tiefer als die *Formica fusca*-Nester sind die von *Pogonomyrmex badius*, die bis über 2 m tief in den Boden reichen (WRAY, 1938). Die Nester von *Veromessor pergandei* erreichen Tiefen von 3 m und die von *Pogonomyrmex barbatus* sogar Tiefen von 5 m (WHITFORD et al., 1976).



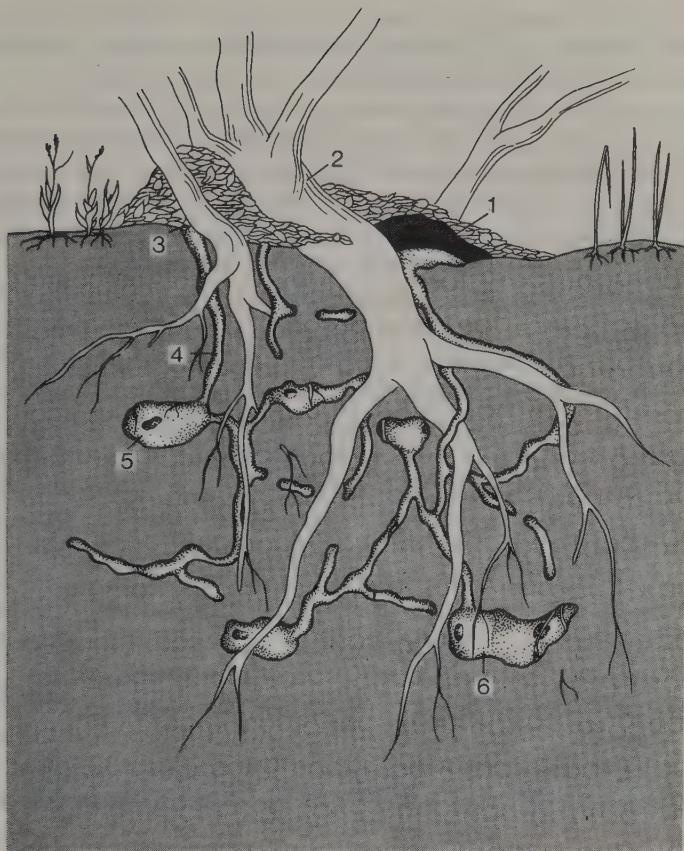


Abb. 12.5: Nest von *Crematogaster auberti*; 1: Nestauswurf und Haupteingang des Nestes; 2: Baum: *Passerina hirsuta*; 3: Nebeneingang des Nestes; 4: Nestgang; 5: Brutkammer; 6: Nestkammer, in der sich die Königin aufhält (nach SOULIÉ, 1971, verändert)

Im Unterschied zu diesen Nestern, die hauptsächlich in die Tiefe führen, sind die Nester von *Lasius alienus* und *Tetramorium caespitum* mehr horizontal orientiert. Beide in Mitteleuropa verbreitete Arten benötigen keine große Nesttiefe zum Erreichen der notwendigen Feuchtigkeit. Dafür bestimmen Nahrungsgewohnheiten den Bau dieser Nester. *Lasius alienus* und *Tetramorium caespitum* leben zu einem erheblichen Teil von den Ausscheidungen von Wurzelläusen. Dementsprechend führen die Nestgänge dieser Arten mehr in horizontaler Richtung dorthin, wo Wurzelläuse zu finden sind. Andere Arten, wie z.B. *Crematogaster auberti* (Abb. 12.5) folgen mit ihren Gängen den Baumwurzeln und erreichen dadurch die Wurzelläuse, die für ihre Ernährung notwendig sind (SOULIÉ, 1961).

Beim Anlegen der Erdnester ist es selbstverständlich, daß Erde aus dem Nestinneren nach außen geschafft und dort abgeladen werden muß. Bei *Myrmecia*



*dispar* wird das nach außen beförderte Substrat in einiger Entfernung vom Nesteingang in der Weise verteilt, daß kein Hügel entsteht, und der Nesteingang nicht auffällt (GRAY, 1974). Andere Arten laden die überschüssige Erde am Nesteingang ab und bilden dabei einen Krater, wie er für die Nester von *Cataglyphis bicolor* aus Nordafrika und Vorderasien (WEHNER und LUTZ, 1969; WEHNER, 1970), von *C. cursor* (PARASHIVESCU, 1967), von *Camponotus compressus* und von *Messor arenarius* (WEHNER, 1970; DÉLYE, 1971) beschrieben wurde (Abb. 12.6). Solche Kraternester sind vor allem aus Wüsten- und trockenen Steppengebieten bekannt. Wieder andere Arten verwerten den Auswurf ihrer Nester zum Bau eines Hügels über dem Eingang, der durch weiteres Material aus der Umgebung des Nestes verstärkt wird und im Inneren Gänge und Kammern enthält. *Cataglyphis bicolor* gehört zu den Arten, die je nach dem Standort ihres Nestes entweder Kraternester oder Hügelnester bauen. Dabei sind die Kraternester dieser Art sehr weit verbreitet, während die Hügelnester nur in Afghanistan gefunden wurden, und zwar in Gebieten mit grobkörniger Bodenbeschaffenheit und mit starkem Temperaturgefälle zwischen Tag und Nacht (SCHNEIDER, 1974).

Bei *Messor ebenius*, einer körnersammelnden Ameise des Sahel-Gebietes, fand TOHMÉ (1972) tief in die Erde gegrabene Nester, die aus zwei übereinander liegenden Teilen bestanden. Beide Nestteile umfaßten Gänge und Kammern, dienten aber unterschiedlichen Zwecken. Der obere Nestteil, der im Sommer völlig austrocknet, diente als Kornspeicher, während der tiefer gelegene Teil bis in feuchte Bodenzonen reichte und der Kolonie als Behausung zur Verfügung stand.

Bei der Verschiedenartigkeit der von Ameisen gebauten Erdnester ist es zu erwarten, daß sich die Ameisen beim Graben der Gänge und Kammern entsprechend unterschiedlich orientieren. SUDD hat die Orientierung einzelner Arbeits-

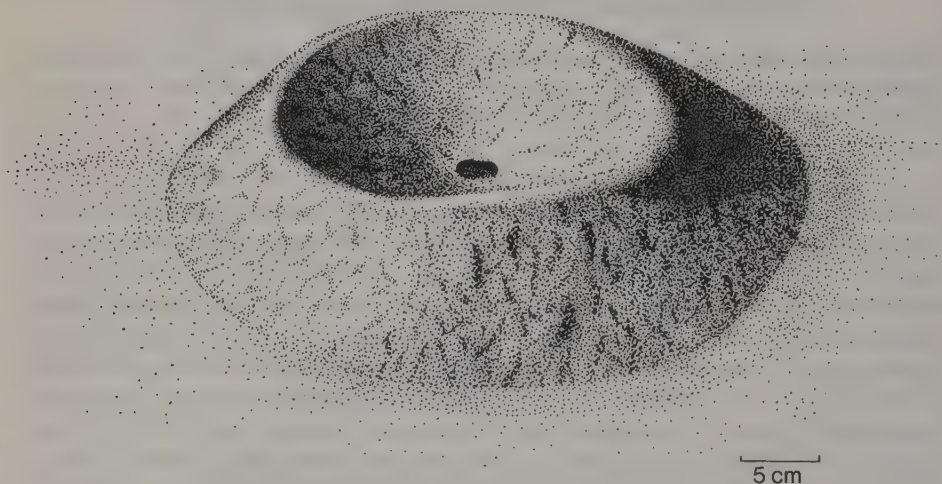


Abb. 12.6: Kraternest von *Messor arenarius* in Tunesien (nach WEHNER, 1970)

rinnen verschiedener Arten beim Graben im Labor untersucht (1967a, 1970a,b) und dabei entsprechende Unterschiede festgestellt. Vorgegebene senkrecht nach unten führende Gänge wurden von *Formica lemani* in gerader Linie fortgeführt, von *Lasius niger*-Arbeiterinnen dagegen nicht, die den Tunnel in einer mehr waagerechten Richtung weitergruben. Die Gänge von *Lasius niger*-Arbeiterinnen verbreiterten sich zunehmend und gabelten sich vielfach auf. Die Gänge von Knotenameisen, wie z.B. von *Myrmica scabrinodis*, zeigten dieselben Merkmale wie die von *Lasius niger*, nur weit weniger deutlich ausgeprägt. Die von *Formica lemani* und die von *Formica fusca* gegrabenen Gänge verliefen dagegen senkrecht in den Boden, geradlinig und völlig unverzweigt.

Viele Ameisen der gemäßigten Breiten bauen Erdnester mit Nesthügeln. Der Vorteil von Nesthügeln besteht darin, daß die Sonnenenergie für die Erwärmung der Nester weit besser ausgenutzt wird als in Erdnestern ohne Hügel. Nach den Untersuchungen von STEINER (1929) erhält ein Nesthügel in den Morgen- und Abendstunden dreimal so viel Sonnenbestrahlung wie ein Stück flachen Bodens mit gleichem Durchmesser. Die Temperatur unterhalb der Spitze des Nesthügels liegt bei Nestern von *Lasius flavus*, *Lasius niger* und *Formica fusca* am Tage um 3–7°C über der Temperatur des umliegenden Bodens (CLOUDSLEY-THOMPSON und SANKEY, 1958; STEINER, 1929). Zu ähnlichen Ergebnissen kam STEINER (1924) bei der Untersuchung von Waldameisennestern. Er fand während der Brutperiode in 30 cm Tiefe eine durchschnittliche Kuppeltemperatur von annähernd 26°C, die um 10°C über der durchschnittlichen Bodentemperatur von etwa 16°C lag. Bei *Formica pratensis* fand GALLÉ (1973) in der Zeit vom 29. Mai bis zum 1. Juni im Nesthügel eine durchschnittliche Temperatur von annähernd 30°C, während die Bodentemperatur bei etwas über 16°C und die Lufttemperatur an der Bodenoberfläche bei etwa 19°C lag.— Der Temperaturbereich von 23–29°C entspricht recht genau der Optimaltemperatur für Ameisen, wie sie sich z.B. aus den Untersuchungen von HERTER (1923) ergab. Innerhalb des Nestes herrscht allerdings nicht an allen Stellen die gleiche Temperatur, und auch hinsichtlich der Luftfeuchtigkeit gibt es ein Gefälle, das der Temperatur gewöhnlich entgegenläuft. Diese unterschiedlichen klimatischen Bedingungen im Nestinneren sind für die Bewohner nur günstig; die Ameisen haben dadurch die Möglichkeit, sich aus dem Spektrum der verschiedenen Bedingungen die für sie optimalen herauszusuchen. Für die Brut erweisen sich solche unterschiedlichen Bedingungen als notwendig, da die Puppen besonders wärmebedürftig, aber relativ trockenresistent sind, während Eier und jüngere Larven weniger Wärme, dafür aber mehr Feuchtigkeit benötigen (JANET, 1904).

Andererseits ist ein Hügel stärker als der flache Boden dem Wind preisgegeben und kühlt dementsprechend ohne Sonnenbestrahlung leichter aus (STEINER, 1929). Bei *Lasius niger* und bei der Rasenameise *Tetramorium caespitum* wurde nun auch beobachtet, daß sie ihre Nesthügel nur im Sommer bewohnen, sich im Winter aber tiefer in den Boden zurückziehen, während Wind und Wetter den Hügel zerstören, der im darauffolgenden Frühjahr wieder neu errichtet wird (DONISTHORP, 1927).

In tropischen Gebieten sind Nesthügel zur Ausnutzung der Sonnenstrahlen und zur Erwärmung des Nestes offenbar nicht nötig. Das geht nicht nur daraus hervor, daß die dort heimischen Ameisenarten ohne Nesthügel auskommen. Auch Temperaturmessungen von LÉVIEUX (1972) in Erdnestern von *Camponotus acvapimensis*, die an der Elfenbeinküste durchgeführt wurden, zeigen, daß die Temperaturen hier relativ hoch und die Schwankungen sehr gering sind. Bei einem in einem Savannengebiet angelegten Nest betrug die Temperatur in 30 cm Tiefe durchschnittlich 26°C, mit täglichen und sogar jahreszeitlichen Schwankungen von nur etwa 2°C. Die relative Feuchtigkeit betrug hier während des gesamten Jahres 100 %.

Die imponierendsten Nesthügel errichten unsere Waldameisen, von denen Hügel über 1 m Höhe und 9 m Umfang beschrieben wurden (STAMMER, 1938); WASMANN beschreibt sogar (1934) einen Nesthügel von 17 m Umfang. Die Wohnkammern der Ameisen liegen nicht nur im sichtbaren Haufen, sondern können darunter so tief in den Boden reichen, wie der Hügel über ihm aufragt. Begonnen wird ein solcher Bau entweder in der Erde, wo zunächst einige Hohlräume geschaffen werden, oder aber in einem Baumstumpf, in dessen morschem Holz die ersten Nestkammern entstehen. Beim Bau der Nestkuppel werden die herbeigeschafften Pflanzenteile nicht wahllos aufeinandergetürmt, sondern nach einem sinnvollen System. Das gröbere Material wird im Inneren des Hügels angeordnet, während das feinere Material darumherum gelagert wird und den »Nestmantel« bildet. Dem groben Nistmaterial verdankt die Nestkuppel ihre Stabilität, während das feine Baumaterial in der Peripherie des Hügels so dicht gepackt ist, daß es gut gegen Feuchtigkeit und Abkühlung schützt (GÖSSWALD, 1951; KLOFT, 1959b). Im Nestmantel werden von den Ameisen die Nesteingänge freigelassen, die über Nacht geschlossen und bei Tage wieder geöffnet werden. Bei Kälte bleiben die »Türen« geschlossen und werden bei Hitze dafür umso weiter geöffnet.

Die Form der Nesthügel kann bei Waldameisen zwischen den Extremen des Flachnestes und des steilen Kegelnestes variieren, je nach den örtlichen Gegebenheiten und den Erfordernissen des Wärme- und wahrscheinlich auch des Feuchtigkeitshaushaltes. Daneben gibt es noch absonderliche Konstruktionen, wie Nester mit zwei Spitzen, nasenartigen Vorsprüngen oder eine Reihe kleinerer Hügel vor dem eigentlichen Nest. Auf Sandböden findet man mitunter Nester, deren Hügel unter dem Bodenniveau liegen. In reinen Laubwäldern sind die Hügel meist nicht besonders groß, obwohl die Kolonien außerordentlich volkreich sein können (LANGE, 1959). Die Form des Nesthügels, besonders seine Steilheit, kann wesentlich durch Außenfaktoren beeinflusst werden, wie aus den Versuchen von LANGE (1959) hervorgeht. LANGE hat Waldameisennester im Labor durch Infrarotlampen erwärmt oder durch Kühlwannen mit Wasserkühlung abgekühlt. Dabei zeigte sich, daß die Nesthügel mit zunehmender Außentemperatur flacher und mit abnehmender Außentemperatur steiler wurden. Daß auch die umgebende Feuchtigkeit einen Einfluß auf die Form der Nesthügel hat, geht aus Versuchen von ZAHN (1958) hervor, der zeigen konnte, daß nach Befeuchtung des



Nestes die Bautätigkeit der Ameisen zunahm. Je größer die Feuchtigkeit im Nest war, desto steiler waren die Anschüttungen.

Diese Versuche machen deutlich, daß die Nesthügel der Waldameisen keine starren Gebilde darstellen, sondern durchaus umgebaut und verändert werden. Das zeigen besonders eindrucksvoll die Versuche von KLOFT (1959b), der die Nestkuppel einer Kolonie von *Formica polyctena* mit einer blauen Farblösung besprühte, die gut am Nestmaterial haftete, ohne es zu verkleben. Nach einigen Tagen hatte der Ameisenhaufen sein früheres Aussehen wieder, die angefärbten Teile aber lagen 8–10 cm tief unter der Oberfläche. Dann wurde das Nest mit gelber Farbe besprüht, und als auch diese Farbe unter die Nestoberfläche gesunken war, mit roter Farbe. Vier Wochen später kamen die Farben der Reihe nach wieder zum Vorschein. Dieser Versuch zeigt, daß die Ameisen beständig Nestmaterial aus dem Inneren des Hügels nach oben schaffen, wobei die Oberflächenschicht entsprechend in die Tiefe sinkt, bis sie selber wieder nach oben befördert wird. Auf diese Weise wird das Material aus dem feuchten Inneren des Nesthügels an der Oberfläche getrocknet, und Schimmelbildung vermieden. Wie wichtig das ist, sieht man deutlich an verlassenen Nestern, die sehr bald von Schimmel durchsetzt sind.

Weitaus kleinere Ausführungen von Nesthügeln errichten die Wegameisen *Lasius niger* und *L. alienus* und die gelbe Wiesenameise *Lasius flavus*. Sie tragen auch kein Pflanzenmaterial zusammen, sondern errichten ihre Nesthügel nur aus Erde, die aus tiefer gelegenen Nestteilen emporgetragen und aus der Umgebung des Nestes herbeigeschafft wird. Das Innere des Hügels enthält Kammern und Gänge in mehreren Stockwerken übereinander. Jedes Stockwerk hat eine Höhe von etwa 1 cm, die Wände dazwischen sind oft nur 1 mm dick. Ein solcher Hügel aus lockerem Erdmaterial ist nicht sehr stabil und wird häufig durch Wind und Regen zerstört. Er wäre aber noch weit instabiler, wenn er nicht – wie es gewöhnlich der Fall ist – um Pflanzen herumgebaut würde, die dem Bauwerk als Säulen dienen (Abb. 12.7). Weitaus stabiler als die Hügel der Wegameisen sind die der gelben Wiesenameise, die wesentlich dichter gepackt und von Pflanzen bewachsen sind. Diese Pflanzen wurzeln im Nesthügel und geben ihm eine ganz beachtliche Festigkeit.

Ähnliche Vorteile wie durch das Errichten von Nesthügeln haben Ameisen dadurch, daß sie unter Steinen nisten. Zu den Arten, die man unter Steinen findet, gehören verschiedene *Lasius*, *Myrmica*- und *Leptothorax*-Arten, außerdem *Tetramorium caespitum* und noch verschiedene andere Arten. Auch unter Steinen liegt die Temperatur bei Sonnenbestrahlung oft erheblich über der des umliegenden Bodens, wie die Messungen von STEINER (1929) zeigen. Dabei spielen allerdings die Dicke und auch die Größe der Steine eine erhebliche Rolle.

Für die Erwärmung der Steinunterseite sind vor allem drei Faktoren wichtig: Die höhere Wärmeaufnahme der Steine durch ihr Herausragen aus der Bodenoberfläche, das höhere Wärmeleitungsvermögen der Steine gegenüber dem Boden und schließlich die höhere Wärmekapazität der Steine gegenüber dem Boden, die vor allem von der Feuchtigkeit abhängt. Eine langsamere Wärmeabgabe

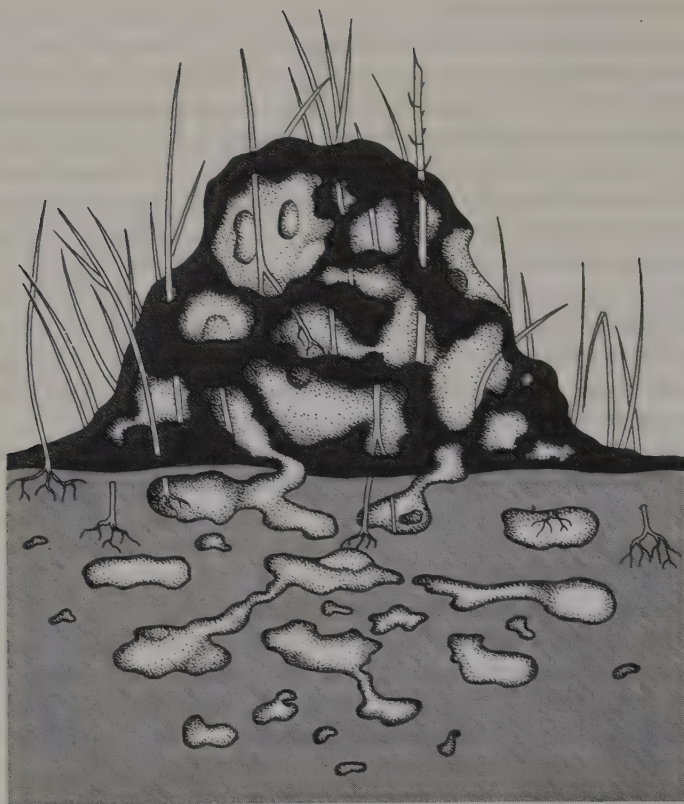


Abb. 12.7: Nesthügel der Wegameise *Lasius niger* (nach v. FRISCH, 1974, verändert)

und damit eine Wärmespeicherung der Steine gegenüber dem Boden läßt sich dagegen nicht beobachten und widerspricht auch ihrer verhältnismäßig guten Wärmeleitfähigkeit.

Bei Ameisenarten, die sowohl Kuppelnester anlegen als auch unter Steinen nisten, fällt auf, daß sie ihre Nester in höheren Gebirgslagen fast ausschließlich unter Steinen anlegen. Das hängt sehr wahrscheinlich damit zusammen, daß die Bodenfeuchtigkeit durch Niederschlag und Nebelbildung in Gebirgslagen oberhalb einer bestimmten Höhe größer ist und die Steine durch ihr schnelleres Abtrocknen weniger Wärme verlieren. Zudem sind in diesen Hochlagen auch im Sommer Frostnächte möglich. Ein Kuppelnest verliert dann beim Auftauen eine beträchtliche Menge Schmelzwärme, während ein Stein unmittelbar nach dem Einsetzen der Sonnenbestrahlung seine Temperatur erhöht. Schließlich tritt in Gebirgslagen häufiger und stärkerer Wind auf, der einer Kuppel mehr Wärme entzieht als einem Nest unter Steinen (STEINER, 1929).

Die größten von Ameisen gebauten Erdnester werden von den Blattschnei-

derameisen in Südamerika angelegt. Ihre Bauten reichen z.T. über 4 m in die Tiefe und können mehr als 8 m<sup>3</sup> Boden mit Gängen und zahlreichen Kammern durchziehen. Untersucht wurden diese Nester hauptsächlich von EIDMANN (1932) und von JACOBY (1953, 1955), die Zement in die Nestöffnungen schütteten und nach dem Abbinden des Zements und dem Entfernen des Erdmaterials einen Ausguß des Nestes erhielten. Für einen solchen Ausguß werden ca. 1,5 m<sup>3</sup> Zement verbraucht.

Die beachtlichen Ausmaße dieser Nester sind nicht nur durch die große Zahl ihrer Bewohner bedingt, sondern auch durch deren besondere Ernährungsweise. Blattschneiderameisen ernähren sich ausschließlich von Pilzen, die sie in den riesigen Nestern auf zerkautem Pflanzenmaterial kultivieren. Diese Pilzgärten benötigen nicht nur Platz, sondern erfordern auch besondere Kulturbedingungen, die wiederum die Architektur der Nester bestimmen.

Der Bauplan eines Nestes von *Atta sexdens rubropilosa* ist in Abb. 12.8 dargestellt. Die Nesteingänge führen in relativ flach verlaufende Gänge, die in 60–80 cm Tiefe auf einen Ringkanal stoßen, der horizontal liegt und einen Durchmesser von knapp 1 m hat. Dieser Ringkanal dient u.a. dazu, den Verkehr der aus- und einlaufenden Ameisen und den Transport des Blattmaterials flüssig

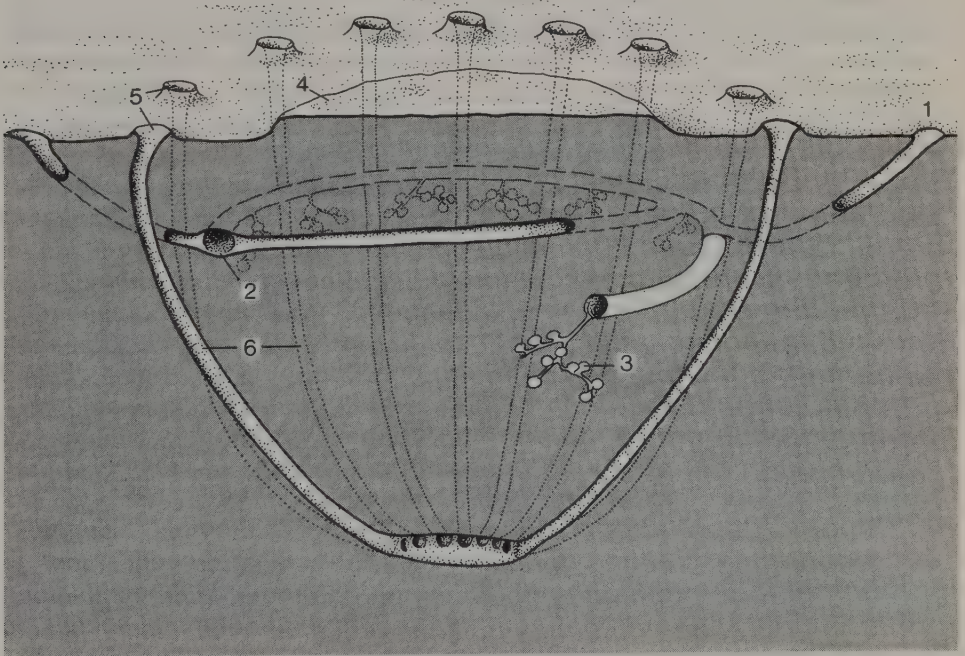


Abb. 12.8: Nest der Blattschneiderameise *Atta sexdens*; 1: Nesteingang; 2: Ringkanal; 3: Brutkammern und Pilzgärten; 4: Nestauswurf; 5: Krater; 6: Randkanal. (nach JACOBY, 1953, 1955 und SUDD, 1967b, verändert)



zu halten. Von dem Ringkanal aus gehen die Gänge zu den einzelnen Pilzkammern ab, die einen Durchmesser von 24–30 cm aufweisen und so dicht gepackt sind, daß sie mitunter nur durch papierdünne Wände getrennt sind.

Bei solch einer dichten Packung der Kammern können die Pilze in den Erdnestern nur dann gedeihen, wenn dafür gesorgt wird, daß die von den Pilzen produzierte Wärme und das frei werdende Kohlendioxyd entfernt und gleichzeitig genügend Sauerstoff herangeschafft wird. Und das geschieht durch ein zweites System von Gängen, die mit Kratern in Verbindung stehen, die kreisförmig den Mittelpunkt des Nestes umgeben. Von diesen Kratern aus führen sogenannte Randkanäle im Winkel von etwa 50° in den Boden und vereinigen sich am tiefsten Punkt des Nestes miteinander. Durch Sauerstoffmessungen wurde gezeigt, daß diese Randkanäle tatsächlich den Gasaustausch besorgen. Ihr schräger Verlauf spielt dabei eine wichtige Rolle. Die frische Kaltluft gleitet die schräg verlaufenden Randkanäle entlang, dringt dann von unten aufsteigend in die Gänge und Pilzkammern ein und verdrängt dabei die verbrauchte warme Luft. Ein solcher Austausch der verbrauchten Luft durch frische Kaltluft erfolgt in der Regel über Nacht.

### 12.3 Holz- und Kartonnester

Nach einer Hypothese von MALYSHEV (1968) wurden die Kolonien der ältesten Ameisen und ihrer Vorfahren in morschem Holz angelegt, wo sich die Königin und ihre ersten Nachkommen von den dort wachsenden Pilzen ernährten. Mit dem Wachstum der Kolonie wurde sowohl der Platz als auch die Nahrung knapp, und die jungen Arbeiterinnen erweiterten das Nest, indem sie Gänge bauten und dabei zugleich neue Nahrung fanden. Die Nahrung bestand bald nicht nur aus Pilzen, sondern auch aus Insektenlarven, die im Holz lebten. Größere Beutestücke mußten entweder zerkleinert zu den Larven transportiert werden, oder die Larven wurden zur Beute getragen. Als Indiz für die Richtigkeit dieser Hypothese wird die Beobachtung gewertet, daß auch heute noch bei den urtümlichen Ameisen, z.B. auch bei *Amblyopone*, die Larven an größere Beutestücke angesetzt werden. Vergleicht man aber diese Hypothese mit den Nistgewohnheiten der heute lebenden Ameisen und mit der Ausbildung des Stridulationsorgans (s.o.), dann ist es unwahrscheinlich, daß diese Hypothese generell für alle Ameisen gilt.

Zu den holzbewohnenden Ameisen gehören zunächst die kleinen *Leptothorax*-Arten, die für ihre volkarmen Kolonien abgestorbene Zweige auf Bäumen so weit ausnagen, daß sie darin Platz finden. Andere *Leptothorax*-Arten bevorzugen die Stämme und wohnen häufig unter der Borke, insbesondere von Kiefern. Man findet sie aber auch in Baumstümpfen und in abgestorbenen Ästchen, die auf dem Waldboden verstreut sind.

Eine Gruppe von Ameisenarten bewohnt Bäume, ohne dabei im Holz zu nisten. Sie siedeln sich in Gallen von Laubbäumen an und beziehen damit von der Pflanze vorgefertigte Wohnungen, mit deren Entstehung sie allerdings nichts zu tun haben. TOROSSIAN, der die Fauna in Gallen untersuchte, fand an Ameisen

hauptsächlich *Leptothorax rabaudi*, *L. nylanderi*, *Dolichoderus quadripunctatus* und *Colobopsis truncatus* darin und damit durchweg Arten, die auch an anderen Stellen nisten können (TOROSSIAN, 1971a,b, 1972).

Die bislang genannten Arten besiedeln Bäume nur in der Peripherie, wenn sie nicht gar in abgebrochenen Zweigen oder unter Steinen nisten. Anders ist das bei *Lasius*-Arten, wie etwa *Lasius brunneus*, die mit sehr individuenreichen Kolonien außer an vielen anderen Stellen auch im Inneren von Bäumen wohnen können (BUSCHINGER und KLOFT, 1969), und vor allem bei den Roßameisen. Die Roßameisen sind die größten unserer mitteleuropäischen Ameisen; sie werden in Deutschland hauptsächlich durch die Arten *Camponotus herculeanus* und *C. ligniperda* repräsentiert. Die Nester von *Camponotus herculeanus* findet man meist in lebenden Bäumen, seltener auch in totem Holz. *Camponotus ligniperda* bewohnt die gleichen Nistplätze wie *C. herculeanus*, gibt sich aber häufig – wie auch die in wärmeren Gebieten verbreitete *Camponotus vagus* (BENOIS, 1972b) – mit totem Holz zufrieden. Bei der Anlage ihrer Nester folgen die Roßameisen den Jahresringen des Holzes. Diese Jahresringe bestehen jeweils aus einem hellen, verhältnismäßig weichen Teil, der beim raschen Frühjahrswachstum entstanden ist, und einem härteren Teil, dem etwas dunkleren Sommerholz. Die Ameisen nagen bevorzugt die weicheren Anteile heraus, was für sie leichter ist und ihnen außerdem den Vorteil stabilerer Nester verschafft. Auf diese Weise werden äußerlich gesund aussehende Bäume oft meterhoch von den Ameisen ausgenagt und bewohnt.

Die Größe der Nestareale einzelner Kolonien von *Camponotus herculeanus* wurde von KLOFT et al. (1965) durch Traceruntersuchungen ermittelt. Sie verfütterten in Honigwasser radioaktiv markiertes Jod an die Ameisen und konnten – nachdem die Nahrung in der Kolonie verteilt war – anhand der Radioaktivität die Grenzen des Nestareals bestimmen. Sie fanden, daß die Nester einzelner Kolonien bis zu 12 Bäume umfassen und sich über Flächen von 130 m<sup>2</sup> ausdehnen können. Die einzelnen Nestbäume sind durch Gänge miteinander verbunden, die im Wurzelwerk der Bäume entlang führen. Nur kleine Zwischenstrecken verlaufen im Erdbereich. Im Umkreis von 2 m um die Stammbasis sind die Hauptwurzeln besonders dicht mit Ameisen besetzt.

Ebenfalls zu den Baumbewohnern zählt die in Mitteleuropa verbreitete glänzend schwarze Holzameise *Lasius fuliginosus*. Im Unterschied zu den Roßameisen schafft sie sich ihre Wohnräume aber nicht durch Ausnagen des Holzes, sondern baut ihre Nester in vorhandene Hohlräume hinein. Meist findet man ihre Nester an der Basis lebender Laubbäume, deren Kernholz durch Pilzbefall zerstört worden ist, seltener in alten Baumstümpfen oder an anderen Stellen. In diese Hohlräume bauen die Ameisen ihre Nester, die aus unregelmäßig angeordneten Kammern bestehen und aus einer dunklen, kartonartigen Substanz gefertigt sind. In diesen Kammern halten sich die Ameisen gewöhnlich nur im Sommer auf; den Winter verbringen die meisten von ihnen in einem tiefer gelegenen Erdnest (EIDMANN, 1943), während ein kleinerer Teil im Sommernest zurückbleiben kann (MASCHWITZ und HÖLLDOBLER, 1970).

Das Kartonmaterial, aus dem die Holzameisen ihre Nestkammern bauen, besteht größtenteils aus feinem Holzmehl, das durch eine Kittmasse zusammengehalten wird. Als Kittsubstanz dient den Ameisen nicht – wie man früher meinte – ihr Mandibeldrüsensekret, sondern Zuckerwasser, mit dem ein spezieller Pilz ernährt wird, der in Mitteleuropa nur im Karton von *Lasius fuliginosus* vorkommt (*Cladotrichum myrmecophilum*, nach LAGERHEIM, 1900). Diesem Pilz, der von

den Ameisen offenbar nicht verzehrt wird, verdanken die *fuliginosus*-Nester ihre Stabilität (MASCHWITZ und HÖLLDOBLER, 1970). Ähnliche Kartonnester findet man auch bei anderen *Lasius*-Arten, wie bei *Lasius emerginatus* (WASMANN, 1913), *Lasius rabaudi*, deren Kartonnester von schönen dunkelgrünen Pilzmycelien samtartig überzogen sind (KUTTER, 1969), und bei *Lasius umbratus* (ADLERZ und BÖNNER, nach STITZ, 1939).



Abb. 12.9: Kartonnest von *Nematocrema* (nach DELAGE-DARCHEN, verändert)

Die Gattung *Crematogaster* enthält eine Vielzahl von Arten, die vom Mittelmeergebiet bis in die Tropen weit verbreitet sind. Ihre Nistplätze legen sie nicht nur in der Erde an, wie z.B. *Crematogaster auberti*, sondern auch in Holz (z.B. *Cr. scutellaris*), das sie mit einer Vielzahl von Gängen durchziehen. Sie sind auch in



der Lage, Hohlräume durch Kartonnester zu unterteilen (SOULIÉ, 1961; CASEVITZ-WEULERSSE, 1972). Einige tropische Arten verlegen ihre Nester außerhalb der Bäume und verfertigen reine Kartonnester, die bisweilen in beachtlicher Länge von 1 m an Bäumen hängen, wie es für *Crematogaster depressa* aus Afrika (STRICKLAND, 1951) und für *Cr. skouensis* aus Südostasien (SOULIÉ, 1961) beschrieben wurde. Solche an Bäumen hängende Kartonnester findet man auch bei anderen Gattungen, wie bei der in Afrika verbreiteten *Nematocrema* (DELA-GE-DARCHEN, 1972b; Abb. 12.9). Woraus diese Kartonnester bestehen, weiß man noch nicht. SOULIÉ nimmt zwar an, daß sie aus Holzmaterial und Mandibeldrüsensekret produziert werden, doch bleibt das noch ungewiß, da keine genauen Untersuchungen dazu vorliegen.

## 12.4 Nester in Ameisenpflanzen

Ameisenpflanzen werden besonders regelmäßig von Ameisen bewohnt, weil sie aufgrund vorgebildeter Hohlräume den Ameisen besonders günstige Nistplätze bieten. Unter den Ameisen, die bei ihnen Wohnung beziehen, gibt es eine große Zahl von Arten, die auf diese Ameisenpflanzen oder **Myrmecophyten** nicht angewiesen sind, wie *Crematogaster*, *Tetraponera*, *Monomorium* und andere. Sie nisten überall dort, wo sich ihnen geeignete Hohlräume bieten, und nehmen daher auch gerne die Hohlräume in Anspruch, die von den Ameisenpflanzen zur Verfügung gestellt werden. Andere Arten dagegen, vor allem der Unterfamilie der Pseudomyrmecinen, aber auch der Dolichoderinen (besonders *Azteca*), der Myrmicinen und der Formicinen, nisten nur in bestimmten Pflanzen und sind auf ihre Wirtspflanzen notwendigerweise angewiesen. Sie werden daher als obligatorische Pflanzenbewohner bezeichnet.

Wie steht es aber mit den Pflanzen? Sind sie ebenso auf die Besiedlung durch Ameisen angewiesen, wie umgekehrt bestimmte Ameisenarten diese Pflanzen benötigen? Oder haben die Pflanzen überhaupt einen Vorteil durch die Besiedlung mit Ameisen, wodurch die Ausbildung der von den Ameisen bewohnten Hohlräume (Myrmecodomatien) in der Entwicklung der Pflanzen selektiv gefördert wurde? Es ist das die Frage danach, ob zwischen Pflanzen und Ameisen eine Coevolution stattgefunden hat, die das heutige Erscheinungsbild von Pflanzen und Ameisen mitbestimmt hat.

Um die Zeit der Jahrhundertwende war diese Hypothese der Anreiz für eine Vielzahl von Arbeiten über Myrmecophyten (vgl. z.B. WARBURG, 1892). Da sich aber keine überzeugenden Hinweise auf eine Coevolution zwischen bestimmten Ameisen und ihren Nestpflanzen finden ließen und man stattdessen nur Vorteile für die Ameisen, aber keinen wirklichen Gewinn für die sie beherbergenden Pflanzen fand, erlahmte das Interesse an den Ameisenpflanzen und ihrer Beziehung zu den Ameisen. Erst später, vor allem durch die Arbeiten von JANZEN (1966, 1967a,b, 1969, 1972, 1973, 1975) erwachte das Interesse neu, und es zeigte sich zunehmend ein wechselseitiger Gewinn für Pflanzen und Ameisen.

Für die meisten der bisher bekannten Myrmecophyten ist allerdings der Vorteil, den sie aus der Besiedlung durch Ameisen ziehen, noch nicht eindeutig bewiesen. Das gilt u.a. für die zahlreichen Beispiele von Blattdomatien, die aus dem tropischen Südamerika bekannt sind (BEQUAERT, 1922; WHEELER und BEQUAERT, 1929; VOGEL<sup>1</sup>).

Bei der zu den *Melastomataceae* gehörenden Gattung *Tococa* z.B. werden von den Blättern auf verschiedenem Wege<sup>1</sup> taschenartige Gebilde hervorgebracht, die jeweils paarig sind und auf der Blattunterseite je eine Öffnung enthalten (Abb. 12.10). Diese Taschen liegen meist an der Basis der Blätter und sind mit Sicherheit keine Gallen, denn sie werden von den Pflanzen ohne Einwirkung von Gallwespen oder Ameisen hervorgebracht. Die Form der Taschen und ihre Lage ist für verschiedene *Tococa*-Arten charakteristisch. Im Inneren sind die Taschen hohl, zum Teil sind sie in mehrere Kammern unterteilt<sup>1</sup>.

Diese taschenartigen Bildungen von *Tococa* werden häufig von Ameisen bewohnt, die in einigen Fällen auf bestimmte *Tococa*-Arten spezialisiert sind. Die verschiedenen Kammern im Inneren einiger dieser Myrmecodomatien werden mit Larven belegt. Bei manchen Arten sind die einzelnen Kammern mit getrennten Ausführgängen versehen, hinter denen häufig Wächterinnen stehen<sup>1</sup>. Unter den Myrmecodomatien gibt es auch solche, die im Inneren mit einer Vielzahl von Häkchen versehen sind. Diese Häkchen werden von den Ameisen mitunter zum Aufhängen ihrer Larven benutzt<sup>1</sup> (Abb. 12.11c). Von den paarigen Domatien bewohnen die Ameisen meist nur eines von beiden. Das andere dient häufig als ›Läusestallk<sup>1</sup>, in dem bevorzugt Pseudococciden (Familie der Schildläuse) gehalten werden, von deren zuckerhaltigen Ausscheidungen die Ameisen leben (Abb. 12.11a). Mitunter werden Läuse auch geschlachtet und damit nicht nur notwendige Fleischnahrung gewonnen, sondern zugleich auch dafür gesorgt, daß die Läuse nicht überhand nehmen. Außer Domatien, die als Unterkünfte für Pflanzensauger verwendet werden, kennt man auch andere, die den Ameisen als ›Latrinen‹ und Abfallkammern dienen (Abb. 12.11b).

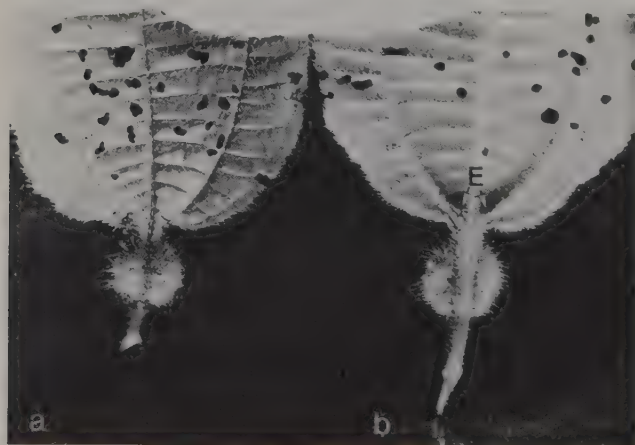


Abb. 12.10: Blatt von *Tococa guayanensis* mit Myrmecodomatien; a: Blattoberseite; b: Blattunterseite mit Eingangsöffnungen (E) in die Domatien (Photo: St. VOGEL)

<sup>1</sup> Aus einem Vortrag von Professor St. VOGEL, im Februar 1975 in Kiel

Neben den Blattspreitendomatien der *Melastomataceae* (z.B. *Tococa*) gibt es noch Nebenblattdomatien (bei *Euphorbiaceae*, also bei Wolfsmilchgewächsen), Stipeldomatien (bei bestimmten Akazien Mexikos), Rhachisdomatien (bei *Le-*

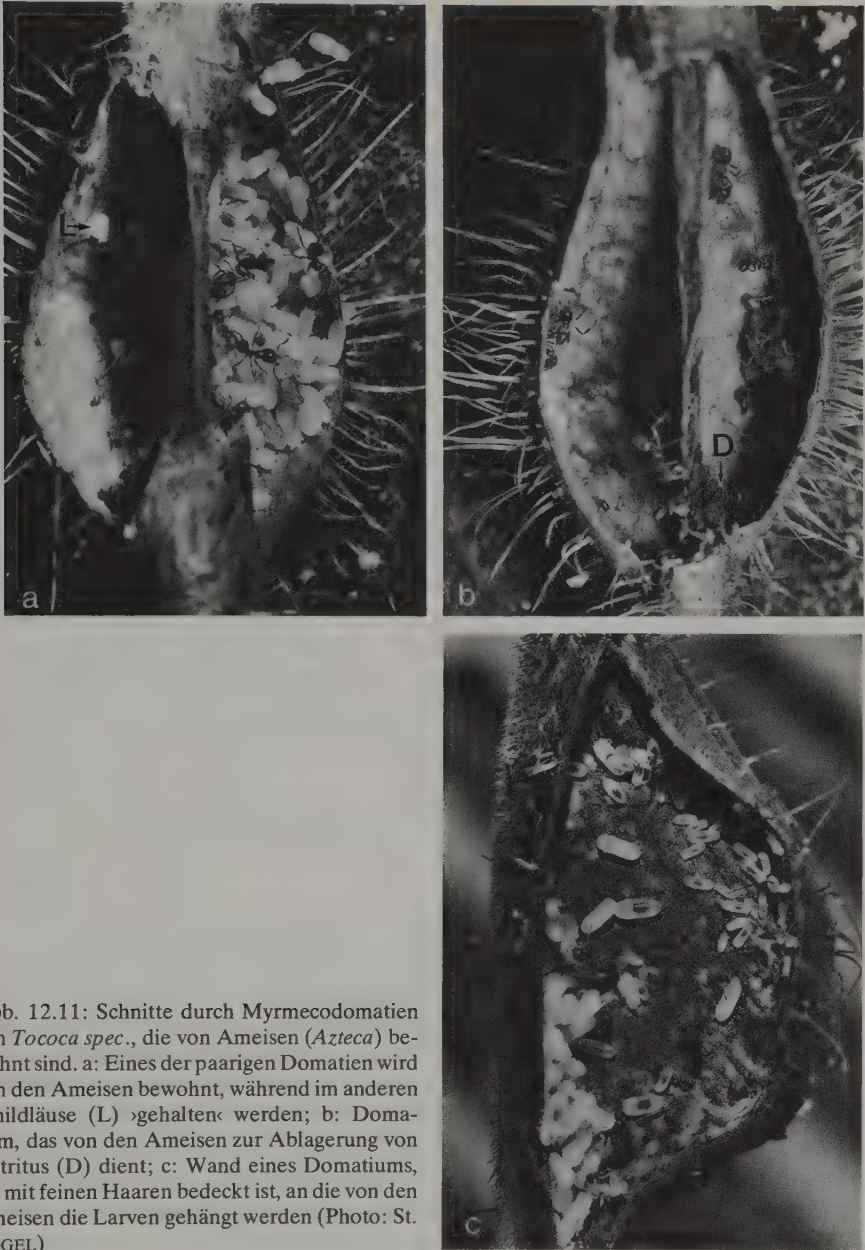


Abb. 12.11: Schnitte durch Myrmecodomatien von *Tococa spec.*, die von Ameisen (*Azteca*) bewohnt sind. a: Eines der paarigen Domatien wird von den Ameisen bewohnt, während im anderen Schildläuse (L) »gehalten« werden; b: Domatium, das von den Ameisen zur Ablagerung von Detritus (D) dient; c: Wand eines Domatiums, die mit feinen Haaren bedeckt ist, an die von den Ameisen die Larven gehängt werden (Photo: St. VOGEL)



*guminosae*) und schließlich auch noch Sproß- und Wurzeldomatien. Pflanzenfamilien, von denen Myrmecodomatien ausgebildet werden, sind z.B. neben *Melastomataceae*, *Euphorbiaceae* und *Leguminosae* noch *Rubiaceae*, *Borraginaceae*, *Moraceae* und *Sterculiaceae*.

Für die Pflanzen bestehen die Vorteile, die sie aus der Besiedlung durch Ameisen ziehen, vielleicht darin, daß sie aus dem Detritus der Ameisen Nährstoffe gewinnen. Dafür sprechen die Untersuchungen von BENZING (1970) an den zu den *Bromeliaceae* gehörenden Myrmecophyten *Tillandsia butzii* und *T. caput-medusae*. Außerdem ist es möglich, daß die Ameisen schädliche Pilze von den Pflanzen fernhalten und dadurch der Hygiene ihrer Wirtspflanzen dienen.

Auf dem Malayischen Archipel wachsen Pflanzen der Gattung *Myrmecodia* und *Hydenophytum* als Epiphyten auf anderen Pflanzen. Sie bringen knollenartige Gebilde hervor, die ein schwammartiges und saftreiches Gewebe enthalten, mit zahlreichen und unregelmäßigen Hohlräumen. Diese Hohlräume werden regelmäßig von Ameisen der Gattung *Iridomyrmex* bewohnt, die einige Kammern als Wohnräume und andere als Latrinen benutzen und damit möglicherweise ihre Wirtspflanzen düngen.

Bei den **Ameisengärten** sind die Vorteile für die Pflanzen und für die Ameisen deutlicher, obwohl von diesen Pflanzen keine Myrmecodomatien angelegt werden. *Codonanthe uleana* z.B. kann ohne Ameisen nur im Boden, nicht aber auf anderen Pflanzen siedeln. Sie bildet aber Haftwurzeln aus, mit denen sie sich an den Stämmen von Pflanzen festhält. Verschiedene Ameisenarten, vor allem aus der Gattung *Azteca* und *Camponotus* können nun hinzukommen und Erde herantragen, die sie an die Haftwurzeln anlagern. In diesem Erdmaterial wurzeln die Pflanzen und halten es dadurch zusammen. Auf diese Weise können schließlich umfangreiche Gebilde aus durchwurzeltom Erdmaterial mit zusätzlichen Pilzen entstehen, die den Ameisen als Nester dienen und den Pflanzen, wie z.B. *Codonanthe*, die Möglichkeit verschaffen, auf den Stämmen anderer Pflanzen epiphytisch zu leben (Abb. 12.12; ULE, 1905, 1906). Andere Pflanzen, die gemeinsam mit Ameisen »Ameisengärten« bilden, gehören zu den Gattungen *Hoya*, *Dischidia* und *Aeschynanthus*, die LEEUWEN (1929) auf Java untersucht hat.

Eines der am besten untersuchten Beispiele einer Ameisenpflanze ist *Cecropia adenopus*, die in südamerikanischen Urwäldern wächst. Ihre schlanken Stämme, die dreieckige Blattnarben tragen, erreichen Höhen von 12–15 m und bilden verhältnismäßig kleine Kronen mit kandelaberartig gestellten Zweigen. Am Ende der Zweige sitzen große gelappte Blätter mit dornigen Blattstielen. Das Innere der Stämme und Äste ist hohl, an den Knoten sind jeweils Zwischenwände ausgebildet, die den Hohlraum der Stämme und Äste in einzelne Kammern aufteilen (Abb. 12.13). Junge Pflanzen werden von Ameisen (*Azteca mülleri*) dadurch bezogen, daß die Königin eine dünne Stelle zwischen den Knoten – das Prostoma, die Druckstelle der Achselknospe, die durch Streckungswachstum gegenüber der Knospe nach oben verschoben wird – durchbeißt und so in das Innere einer Kammer gelangt. Die jungen Arbeiterinnen der sich entwickelnden Kolonie entfernen später die Zwischenwände und können dadurch, Kammer um



Abb. 12.12 (links): Ameisengarten. Die Pflanze *Codonanthe* hält sich mit Haftwurzeln an dem Stamm eines Baumes fest und wurzelt in dem Erdmaterial, das von Ameisen (*Azteca spec.*) angelagert wurde. Der fertige Ameisengarten verschafft der *Codonanthe* den Vorteil, epiphytisch leben zu können, und der Ameise (*Azteca*) den Vorteil stabiler Nester durch die Wurzeln von *Codonanthe* (Photo: St. VOGEL)

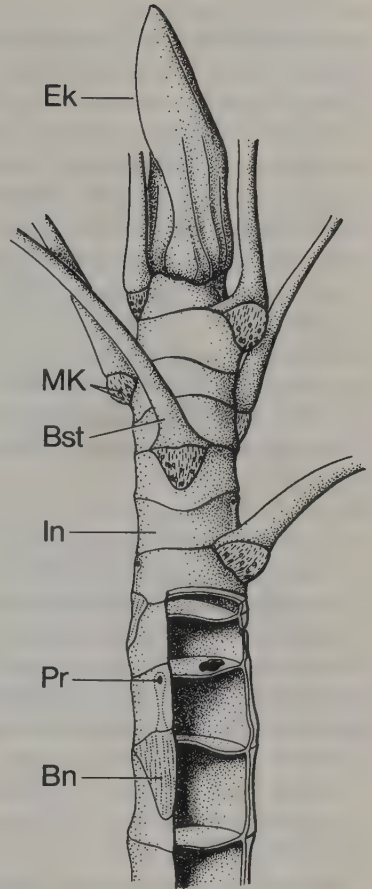


Abb. 12.13 (rechts): *Cecropia adenopus*. Bn: Blattnarbe; Bst: Blattstiel; In: Internodium; Mk: Müllersche Körperchen, die in Haarpolstern liegen; Pr: Prostoma (nach GÖSSWALD, 1954, aus EIDMANN, verändert)

Kammer, ihren Nistraum erweitern. Außer dem Nistraum stellen die Cecropien den Ameisen noch Nahrung zur Verfügung, und zwar in Form der sog. »Müllerschen Körperchen« (MÜLLER, 1874, 1880; BELT, 1928; SCHIMPER, 1898), die als fett-, eiweiß- und kohlehydratreiche Gebilde an der Basis der Blätter wachsen und ursprünglich auf Hydathoden zurückgehen, auf Pflanzenorgane, die aktiv Wasser in flüssiger Form abscheiden.

Der Gewinn der Ameisen, den sie durch die Besiedlung der Cecropien haben, liegt klar auf der Hand. Wie steht es aber mit den Cecropien? Haben auch sie einen Vorteil durch ihre Bewohner? Nach den Untersuchungen von JANZEN (1969) sind Cecropien, die nicht von Ameisen bewohnt sind, meist stark von Kletterpflanzen und Epiphyten bewachsen, während Pflanzen mit Ameisen ge-

wöhnlich frei davon sind. Daß die Ameisen tatsächlich für diesen Unterschied verantwortlich sind, geht aus den Untersuchungen von JANZEN (1969) hervor. Er konnte nämlich zeigen, daß die Ameisen ihren Nistbaum vor überwuchernden Pflanzen schützen, indem sie allen Pflanzen, die sich hier breitmachen, die Spitzen abnagen und sie dadurch am Weiterwachsen hindern. Neben konkurrierenden Pflanzen können auch Pflanzenfresser den jungen Cecropien gefährlich werden, zumal die jungen Pflanzen Kronen aus nur 4–12 Blättern besitzen. Die Untersuchungen von DOWNHOWER (1975) deuten darauf hin, daß die Blätter von *Cecropia* mit Ameisen unter Umständen weniger von Pflanzenfressern beschädigt werden als Blätter von Cecropien ohne Ameisen.

Diese Vorteile, die Cecropien durch die Besiedlung mit Ameisen genießen, könnten einen Selektionsdruck darstellen für eine Verbesserung der Lebensbedingungen der Ameisen auf den Pflanzen. Und somit wäre der Gewinn durch die Ameisen mitbestimmend für die Entwicklung der Müllerschen Körperchen als Nahrung für die Ameisen, für die Ausbildung der Hohlräume und der Prostomen im Sproßbereich zwischen den Knoten und für die Nichtentwicklung biochemischer Abwehrmechanismen gegen Pflanzensauger, von deren Zuckersaft die Ameisen ebenfalls leben (JANZEN 1969).

Im tropischen Afrika wächst die zu den *Flacourtiaceae* gehörende Gattung *Barteria* (KOHL, 1909; BEQUAERT, 1922). *Barteria fistulosa* z.B. ist ein Baum von maximal 15 m Höhe, der im schattigen Bereich immergrüner Regenwälder wächst. Junge Pflanzen von 1–1,5 m Höhe bringen ihre ersten Seitenzweige von 10–20 cm Länge hervor. Diese Seitenzweige sind innen hohl und erscheinen von außen leicht aufgetrieben. Sie werden von jungen Königinnen der Pseudomyrmecinen-Arten *Pseudomyrmex aethiops* und *P. latifrons* aufgesucht, die in die weichen Äste Löcher nagen und im Inneren ihre Kolonien gründen. Mit etwa 20 Arbeiterinnen ist eine Kolonie stark genug, die Wirtspflanze zu kontrollieren und andere junge Kolonien, die in ihrer Entwicklung noch nicht so weit sind, erfolgreich zu bekämpfen. Es bleibt schließlich auf jedem Baum nur eine Kolonie mit einer einzigen Königin übrig. Als Nahrung dienen ihr Ausscheidungen von Pflanzensaugern und Pilze, die beide in den hohlen Zweigen leben. Mit dem Wachsen der jungen *Barteria*-Pflanze wandert die sich ebenfalls vergrößernde Kolonie in der Baumkrone nach oben. Voll entwickelte Kolonien bestehen aus 1000–4000 Individuen.

Im Unterschied zu unbesiedelten Bäumen fand JANZEN (1972) bei den von Ameisen bewohnten Bäumen, daß sie mehr Blätter und Äste tragen, und daß die Blätter durch Fraß weit weniger zerstört waren. Diesen unzweifelhaften Gewinn verdanken die Pflanzen tatsächlich den Ameisen, die, wie die Untersuchungen von JANZEN zeigen, nicht nur alle fremden Pflanzen entfernen, die sich auf ihrer *Barteria* breitzumachen drohen und durch ihre schmerzhaften Stiche die verschiedensten Arten von Pflanzenfressern vertreiben, sondern auch die Blätter ihrer Wirtspflanze von allem, was darauf fällt, peinlich sauber halten.

Das am besten untersuchte Beispiel von Ameisenpflanzen und ihrer Wechselwirkung mit den sie bewohnenden Ameisen sind bestimmte Akazien, die aus-



schließlich von *Pseudomyrmex*-Arten besiedelt werden. Die Gattung *Acacia* umfaßt insgesamt etwa 300 Arten, die über die tropischen und subtropischen Gebiete der Erde verbreitet sind. Während die Dornen einiger afrikanischer Arten durch eierlegende Schmetterlinge stark anschwellen, deren Raupen sich im Inneren der anschwellenden Dornen entwickeln, zeigt eine Gruppe von Akazien, die nur auf die Neue Welt beschränkt ist, ein spontanes Anschwellen ihrer hohlen Dornen (Abb. 12.14). Solche angeschwollenen Dornen findet man z.B. bei *Acacia cornigera*, *A. sphaerocephala*, *A. hindsii*, *A. collinsii* und bei *A. melanoceras* (JANZEN, 1966). Die Dornen dieser Arten werden von bestimmten *Pseudomyrmex*-Arten bewohnt, die auf ihre Wirtspflanzen unbedingt angewiesen sind und nie außerhalb dieser Pflanzen siedeln. Solche obligatorischen Akazien-Ameisen sind *Pseudomyrmex ferruginea*, *P. belti*, *P. spinicola*, *P. nigrocincta*, *P. satanica* und *P. nigropilosa* (JANZEN, 1966). Außer der Unterkunft finden diese Ameisen auch ihre Nahrung auf den Pflanzen, die im wesentlichen aus den Beltschen Körperchen wachsen) und aus dem Inhalt von Nektarien, die auf den Wirtspflanzen außerhalb der Blüten gebildet werden (Abb. 12.14).

Die Beziehung zwischen *Acacia cornigera* und seinen Bewohnern *Pseudomyrmex ferruginea* wurde von JANZEN (1966) untersucht. Danach erfolgt die Besiedlung der Akazien gewöhnlich im sehr jungen Alter der Pflanzen durch begattete *Pseudomyrmex*-Weibchen, die in die noch grünen Dornen Eingangslöcher nagen und dann im Inneren der Dornen ihre erste Brut großziehen. Während der Zeit der Koloniegründung verläßt die Königin ihr Nest immer wieder und sammelt Nahrung für sich und die Brut aus den Nektarien und ausschließlich für die Brut in Form der Beltschen Körperchen. Mit dem Wachstum der Kolonie werden

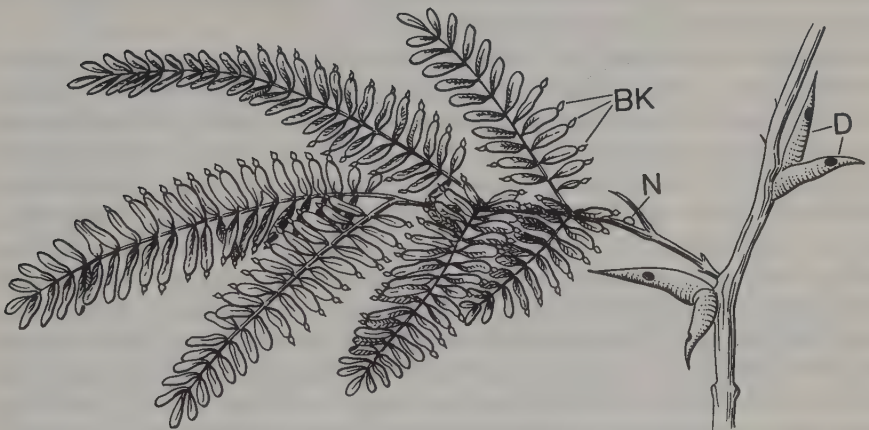


Abb. 12.14: *Acacia sphaerocephala*. Die hohlen Dornen (D) dieser Art werden meist von Ameisen bewohnt, die Eingänge in die jungen Dornen nagen. BK: Beltsche Körperchen; N: Nektarium (nach GÖSSWALD, 1954, aus SCHIMPER, verändert)

schließlich alle Dornen der Pflanze besiedelt. Nach 9 Monaten sind in der Regel so viele Arbeiterinnen produziert (ca. 1200), daß diese auch außerhalb ihrer Wirtspflanze patrouillieren. Nach 3 Jahren ist die Kolonie meist auf etwa 16000 Arbeiterinnen angewachsen. Maximal kann eine *Pseudomyrmex ferruginea*-Kolonie etwa 30000 Arbeiterinnen umfassen.

Abgesehen von wenigen Insektenarten, die Mechanismen entwickelt haben, mit denen sie in Anwesenheit der Ameisen fressen können, werden alle Insekten auf der Akazie von *Pseudomyrmex* angegriffen und meist erfolgreich bekämpft. Außerdem greifen die Ameisen alle fremden Pflanzen an, die ihre Wirtspflanze berühren, und bekauen sie mit ihren Mandibeln. Das gleiche geschieht mit solchen Pflanzen, die im Umkreis von 10–150 cm um die von ihnen bewohnten Pflanzen wachsen. Auf diese Weise wird ein Freiraum für die von *Pseudomyrmex* bewohnten Pflanzen geschaffen, in dem sie sich ungestört entfalten können. Das hat zur Folge, daß solche Pflanzen sehr rasch wachsen, weit rascher als andere, die nicht von Ameisen bewohnt werden. JANZEN konnte zeigen, daß *Acacia cornigera* im Laufe ihrer Entwicklung die Fähigkeit verloren hat, der Zerstörung durch Pflanzenfresser und dem Druck konkurrierender Pflanzen zu widerstehen. Pflanzen ohne Ameisen sind sehr kümmerlich und wachsen so langsam, daß sie es in der dichten Vegetation ihrer Heimat nicht schaffen, in Zonen ausreichender Sonnenbestrahlung vorzudringen. Sie können unter diesen mangelhaften Bedingungen zwar blühen, aber keine entwicklungsfähigen Samen hervorbringen.— Es besteht hier also eine Symbiose zwischen Ameisen und Akazien. Diese Symbiose wurde offenbar im Verlauf einer Coevolution gefördert, die bei der Pflanze zur Ausbildung der charakteristischen Dornen, der Beltschen Körperchen, der Blatt-Nektarien und der ganzjährigen Belaubung — dadurch werden die Ameisen ganzjährig mit Nahrung versorgt — führt, bei den Ameisen aber zur Aggressivität gegenüber fremden pflanzlichen und tierischen Organismen, zum Fressen der Beltschen Körperchen u.ä. geführt hat.

Während nun *Pseudomyrmex ferruginea* rein monogyn ist, findet man in den Kolonien anderer *Pseudomyrmex*-Arten, wie z.B. bei *P. venefica*, eine Vielzahl von Königinnen. Diese polygynen *Pseudomyrmex*-Arten sind offenbar aus monogynen Vorfahren hervorgegangen, wobei die Entwicklung von der Mono- zur Polygynie für die sie beherbergenden Akazien einen erheblichen Vorteil bedeutet (JANZEN, 1973). Die Weibchen der polygynen *Pseudomyrmex venefica* werden im Gegensatz zu ihren monogynen Verwandten auf dem elterlichen Baum durch herbeifliegende Männchen aus anderen Kolonien begattet. Die frisch begatteten Weibchen kehren dann in die Dornen zurück, aus denen sie hervorgegangen sind, oder sie verlassen den Baum und suchen unbesetzte Dornen auf anderen Pflanzen. Wenn sie auf diesen Pflanzen anderen koloniegründenden Weibchen der eigenen Art begegnen, dann bekämpfen sie sich weit weniger, als es die Weibchen der monogynen Arten untereinander tun, und schließen sich schließlich zu einer gemeinsamen Kolonie zusammen. Das hat zur Folge, daß die junge Kolonie rascher wächst als die einer monogynen Art und ihren Wirtsbaum nicht erst nach 9, sondern schon nach 3–5 Monaten wirkungsvoll schützen kann.

Durch die Vielzahl der eierlegenden Weibchen und durch neu hinzukommende Weibchen kann die Kolonie zu riesigen Gebilden anwachsen und Hunderte von Bäumen umfassen, ohne daß Aggressivität zwischen den Bewohnern selbst weit entfernt stehender Bäume besteht. Wenn man alle diese Bewohner verschiedener benachbarter Bäume, die aus einer Nestgründung hervorgegangen sind, als eine Kolonie bezeichnet, dann sind das die größten Ameisenkolonien, die man kennt.

Im Gegensatz zu *Pseudomyrmex ferruginea* und *P. venefica* gibt es andere *Pseudomyrmex*-Arten, wie z.B. *P. nigropilosa*, die wohl die Annehmlichkeiten von den Akazien in Anspruch nehmen, nicht aber ihren »Pflichten« nachkommen. Sie verteidigen ihre Akazien nicht gegen andere Pflanzen und auch nicht gegen Pflanzenfresser. Wenn ihnen Tiere fremder Arten auf den Pflanzen zu nahe kommen, dann verkriechen sie sich unter Blättern oder flüchten sich in Dornen. Für die Akazien bedeuten solche Bewohner natürlich keinen Schutz und sie gehen daher früher oder später zugrunde. Bis dahin aber hat *Pseudomyrmex nigropilosa* Geschlechtstiere hervorgebracht, die für den weiteren Bestand der Art sorgen. JANZEN (1975), der diese Art untersucht hat, bezeichnet sie als Parasit einer Symbiose.

## 12.5 Gespinstnester

Eines der interessantesten Phänomene der Ameisenbiologie ist der Bau von Gespinstnestern. Im Unterschied zu den bisher genannten Nesttypen wird beim Bau der Gespinstnester das Sekret einer Spinndrüse verwendet, das rasch erhärtet und häufig dazu dient, Blätter miteinander zu verbinden. Solche zusammengesponnenen lebenden Blätter bilden die Nester von *Oecophylla* (Abb. 12.15). Da aber ausgewachsene Ameisen keine Spinndrüsen besitzen, wußte man zunächst nicht, woher die Ameisen das Spinnsekret für ihren Nestbau beziehen. DOFLEIN (1905) und unabhängig von ihm schon RIDLEY (1890), GREEN (1896) und SAVILLE-KENT (1897) haben dieses Rätsel gelöst. Die Ameisen benutzen ihre Larven als Werkzeuge. Für Ameisenlarven sind Spinndrüsen nichts Ungewöhnliches; die Larven vieler Arten spinnen sich zur Verpuppung in einen Kokon ein. Das geschieht zwar bei den Larven vieler Gespinstbauer nicht mehr (*Oecophylla* und *Polyrhachis*; WHEELER, 1915), sie besitzen aber dennoch ihre Spinndrüsen, die sogar in ihrer außerordentlichen Größe alles überbieten, was man sonst von diesen Drüsen bei anderen Ameisenlarven kennt (KARAWAJEW, 1929). Diese Larven werden von den Arbeiterinnen herbeigeholt und auf die von anderen Arbeiterinnen zusammengehaltenen Blattränder gedrückt. Sie geben dabei das Sekret ihrer Spinndrüsen ab und dienen gleichzeitig als Spinnrocken und als Weber-schiffchen.

Die Fähigkeit, Gespinstnester zu bauen, wurde von den Ameisen mindestens dreimal, unabhängig voneinander, erworben, und zwar von *Oecophylla* (HINGSTON, 1927; CHAUVIN, 1952; WAY, 1954a,b; LEDOUX, 1949a,b, 1950; MÜHLENBERG und MASCHWITZ, 1973; HEMMINGSEN, 1973), von *Polyrhachis*

*Oecophylla*  
*Polyrhachis* } Formicarien  
*Crematogaster*





Abb. 12.15: Nest von *Oecophylla smaragdina*, das aus Blättern besteht, die durch das Spinnsekret der Larven zusammengewoben wurden (nach v. FRISCH, 1974, verändert)

(WASMANN, 1905; KARAWAJEW, 1928; LEDOUX, 1958; OFER, 1970) und von *Camponotus* (FOREL, 1905). Alle 3 Gattungen gehören zu den Formicinen. Es ist möglich, daß es unter den Dolichoderinen eine vierte Gruppe von Gespinstnestbauern gibt, etwa bei der auf Java heimischen Art *Technomyrmex bicolor textor*. Das wurde von JACOBSON und FOREL (1909) vermutet, aber noch nicht zweifelsfrei geklärt.

*Oecophylla* nistet ausschließlich in Bäumen und lebt hier mitunter in Riesenkolonien von weit über 100 000 Individuen. Solche Riesenkolonien umfassen eine Vielzahl von Nestern (über 150), enthalten aber nur eine Königin, die über 2 cm lang und grasgrün gefärbt ist. Nach LEDOUX (1949a,b, 1950) kann eine Kolonie auf verschiedene Weise gebildet werden: durch selbständige Koloniegründung

eines begatteten Weibchens, durch Ablegerbildung, indem ein begattetes Weibchen mit einer Anzahl Arbeiterinnen das Nest verläßt, oder aber dadurch, daß Arbeiterinnen in einem Zweignest ein zugeflogenes Weibchen bei sich aufnehmen und sich selbständig machen.

Der Nestbau beginnt dort, wo Arbeiterinnen eine günstige Stelle erkundet haben. Sie kehren dorthin zurück, ergreifen mit den Mandibeln die Ränder benachbarter Blätter und ziehen sie heran. Größere Abstände zwischen den Blättern werden dadurch überwunden, daß die Arbeiterinnen andere Nestgenossen am Petiolus fassen und auf diese Weise Ketten bilden (Abb. 12.16), die bei *Oecophylla longinoda* aus bis zu 12 Ameisen bestehen können (WAY, 1954a). Durch solche Ketten, die sich langsam rückwärts bewegen, werden weiter entfernt stehende Blätter herangezogen. Während nun die Blätter von einer Gruppe von Arbeiterinnen zusammengehalten werden – sie können sie über eine Stunde lang festhalten –, tragen andere Arbeiterinnen Larven herbei, kontrollieren mit ihren Fühlern die Blattränder und setzen dann den Larvenkopf abwechselnd auf die zu verbindenden Blattränder auf. Durch den heraustretenden Spinnfaden können Blätter zusammengewebt und auch Spalten zugesponnen werden. Dieser Nestbau ist bei *Oecophylla* hauptsächlich Sache der großen Arbeiterinnen; die kleineren sind im Innendienst beschäftigt, können dort aber auch Nestbau betreiben (HEMMINGSEN, 1973). Die fertigen Nester werden nur so lange bewohnt, wie die Blätter, aus denen sie bestehen, frisch sind. Wenn die Blätter welken und absterben, verlassen die Ameisen das Nest und ziehen in ein neu gebautes um. Auch für ihre Pflanzenläuse baut *Oecophylla* eigene »Pavillons«, die keine Brut enthalten und durch Umweben von nahe gelegenen Blättern und Ästchen gebildet werden.

Die Gattung *Polyrhachis* besteht aus etwa 300 Arten, die großenteils Gespinstnester bauen (OFER, 1970), von denen die wenigsten allerdings genauer untersucht sind. *Polyrhachis gagates* nistet in der Erde im tropischen Afrika und benutzt das von den Larven gelieferte Gespinst dazu, die Wände zu tapezieren und die Eingänge zu umkleiden (LEDoux, 1958). *Polyrhachis laboriosa* dagegen, eine ebenfalls in Afrika verbreitete Art, legt ihre nur wenige cm großen Nester in Bäumen an und befestigt sie meist an Astgabeln. Die Nester bestehen zum größten Teil aus Gespinstmaterial, mit darin eingesponnenen Ästchen, Zweigen und Blättern (Abb. 12.17). Neue Kolonien werden in Höhlungen von Baumstümpfen und Ästen angelegt, in die sich die frisch begatteten Weibchen zurückziehen. Ihre ersten Larven verwenden sie gleich für den Nestbau und tapezieren mit ihren Sekreten die Wände ihrer kleinen Behausung (LEDoux, 1958).

Die Nester von *Polyrhachis simplex* wurden von OFER (1970) in Israel untersucht. Sie liegen an sehr verschiedenen Stellen, meist aber in Gesteinsspalten und in Höhlungen von Bäumen; im Sommer sucht *Polyrhachis* die Nähe von Bächen auf und errichtet dort ihr Sommerquartier. Von der Außenwelt sind die Nester durch einen Gespinstvorhang abgeschildert, wie er auch im Inneren der Nester den Brutraum vom Abfallhaufen trennt. Außer den Behausungen für die eigenen Kolonien baut *Polyrhachis simplex* auch noch »Pavillons« von 2–5 cm Durchmesser,

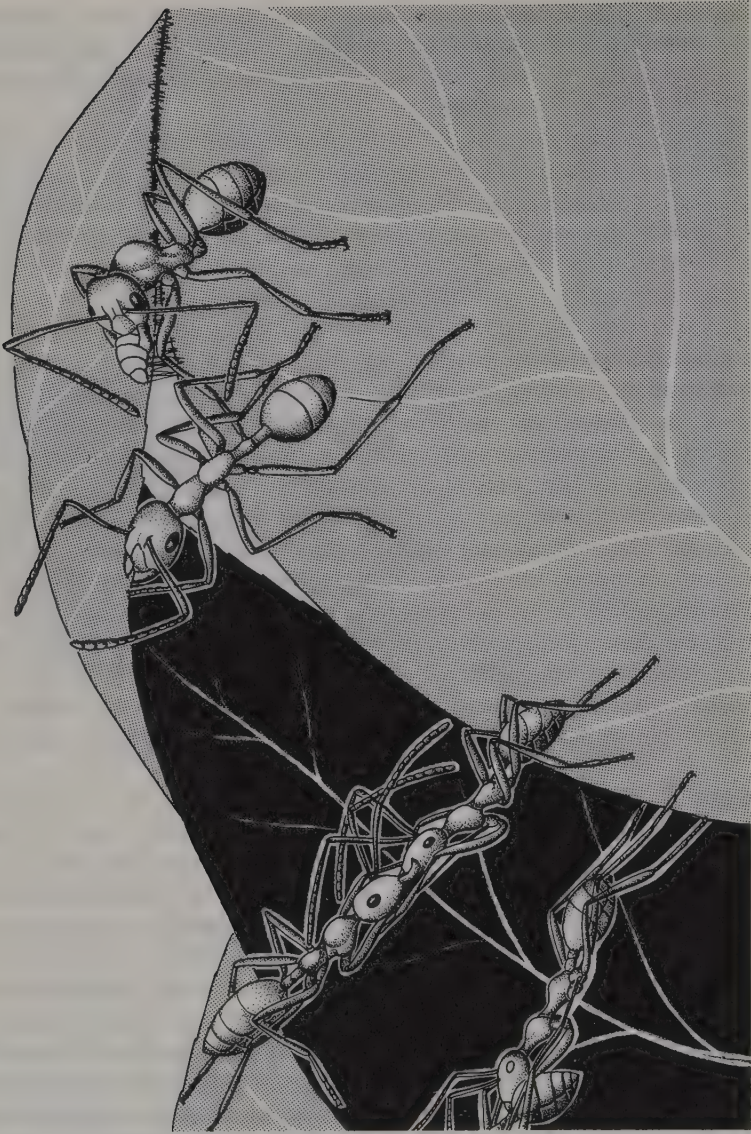
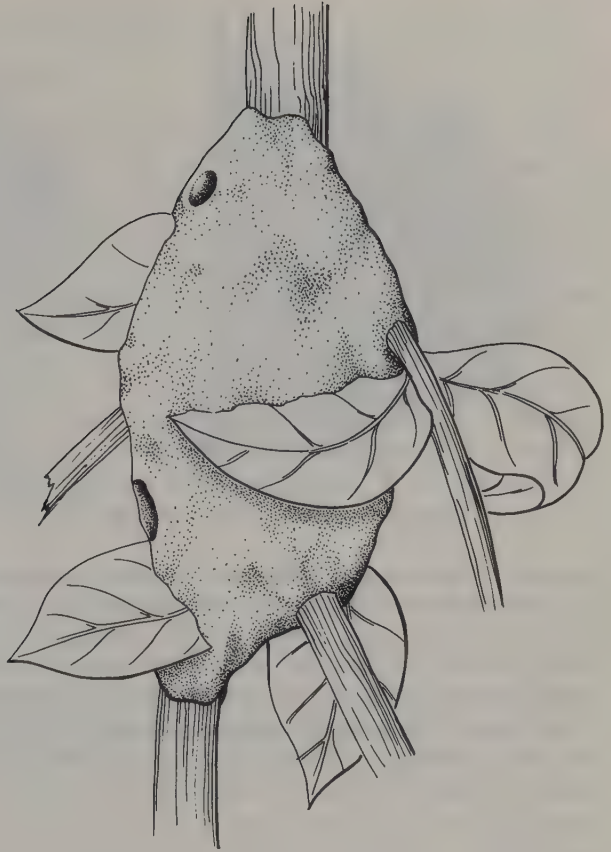


Abb. 12.16: *Oecophylla*-Arbeiterinnen beim Nestbau (nach MÜHLENBERG und MASCHWITZ, 1973, verändert)

in denen hauptsächlich Pseudococciden (Schildläuse) gehalten werden. Beim Weben werden die Larven von den Arbeiterinnen am hinteren Ende gefaßt, so daß deren Vorderende frei beweglich bleibt. Dabei tritt ein feiner Spinnfaden aus, der auf dem Untergrund, an zuvor gewebtem Gespinnst und auch an den Blät-



Abb. 12.17: Gespinstnest von  
*Polyrhachis laboriosa* (nach  
LEDOUX, 1958)



tern, die von anderen Arbeiterinnen herangezogen werden, festhaftet. Dabei stehen weitere Arbeiterinnen in der Nähe, die Sandkörner und feines Pflanzenmaterial in das noch frische Gespinst drücken.

Die Gespinstnester von *Camponotus* sind noch weniger untersucht als die von *Polyrhachis* und *Oecophylla*, obwohl FOREL schon im Jahre 1905 den ersten und bisher einzigen Hinweis auf Gespinstnester bei *Camponotus* beschrieb. FOREL bekam damals ein Nest von *Camponotus senex* aus Brasilien geschickt, das in einen Baum hineingebaut worden war und zahlreiche Kammern aus Gespinstmaterial enthielt. Der Absender des Nestes (GOLDI) berichtete ihm dazu, daß er die Ameisen auch beim Weben mit ihren Larven beobachtet hätte.

*Camponotus senex* ist aber nicht die einzige *Camponotus*-Art, die Gespinstnester baut. So bekam der Verf. vor etwa 10 Jahren ein Nest von *Camponotus* (*Myrmobrachys*) *formiciformis* FOR. aus der Umgebung von San Salvador zugeschickt (Abb. 12.18). Es hat eine Höhe von 11 cm und einen Durchmesser von 20 cm und wurde um den verzweigten Ast eines Baumes herumgebaut. Äste und Zweige sind von Gespinstmaterial umgeben; ebenfalls aus Gespinstmaterial ist

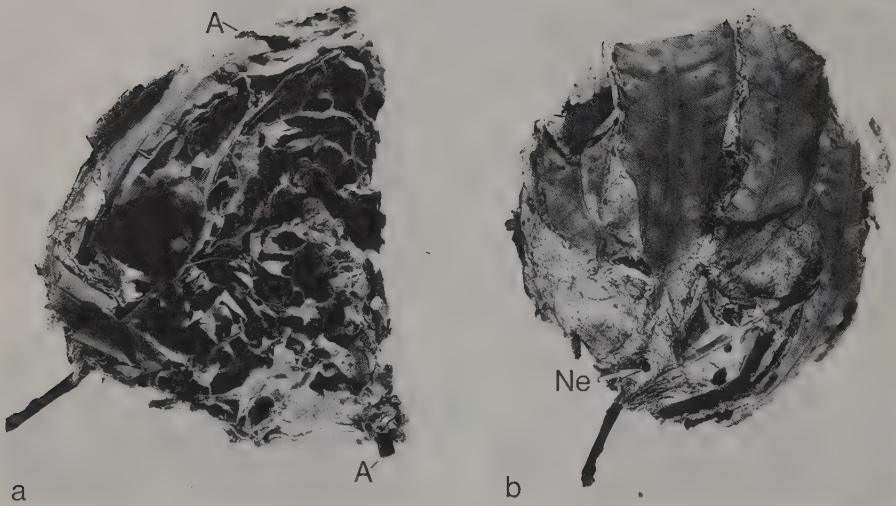


Abb. 12.18: Gespinstnest von *Camponotus formiciformis*; a: Schnitt durch das Nest; A: Ast, um den das Nest herumgebaut wurde; b: Blick von außen auf das Nest; Ne: Nestöffnung

eine Vielzahl von Zwischenwänden gefertigt, die größtenteils am Ast und an den Seitenzweigen befestigt sind und jeweils aus zwei Schichten bestehen. In diesen Zwischenwänden finden sich auch zahlreiche kleine Blattstücke. Die äußere Begrenzung des Nestes wird aus Gespinstmaterial gebildet, in das ganze Blätter eingewoben sind. Als Nesteingänge sind Öffnungen in der äußeren Begrenzung ausgespart.

# 13 Die Ernährung der Ameisen

## 13.1 Allgemeine Übersicht

Das Nahrungsangebot der Ameisen ist sehr reichhaltig; es besteht im wesentlichen aus tierischer und pflanzlicher Nahrung, die in unterschiedlicher Form und Zusammensetzung von den verschiedenen Arten aufgenommen wird. In der Regel ist die Nahrung der Ameisen aus beiden Komponenten zusammengesetzt. Die meisten Arten sind weder reine Fleischfresser noch reine Vegetarier, und selbst die Arten, die als Nahrungsspezialisten für Fleisch- oder Pflanzenkost gelten, sind darin oft nicht konsequent. Das zeigt das Beispiel der afrikanischen Wanderameise *Anomma molesta*, die nicht nur Beute einträgt, sondern auch von Früchten, z.B. Bananen frißt (GOTWALD, 1974a). Neben den Wanderameisen galten auch die Ponerinen lange Zeit als ausschließliche Fleischfresser, bis man fand, daß es auch Ausnahmen gibt. So weiß man inzwischen, daß *Odontomachus* auch Honigtau einträgt (EVANS und LESTON, 1971) und daß *Rhytidoponera*, eine den Knotenameisen nahestehende Ponerine, auch Samenkörner sammelt und verwertet (HASKINS, 1970).

Als Fleischnahrung dienen den Ameisen im wesentlichen andere Insekten, aber auch Spinnen, Würmer, vor allem Regenwürmer und Schnecken. Unter den Fleischfressern gibt es wieder besondere Nahrungsspezialisten, wie z.B. die Cerapachynen, die – soweit man es bisher weiß – nur von anderen Ameisen leben (s.o.), oder auch *Leptogenys elongata*, die offenbar nur Isopoden (Krebse) erbeutet (WHEELER, 1904b), oder *Leptogenys processionalis*, die sich auf das Erbeuten von Termiten spezialisiert hat (WILSON, nach MASCHWITZ und MÜHLENBERG, 1973b).

Pflanzennahrung wird meist in Form von Pflanzensäften aufgesaugt, die entweder von den Ameisen direkt aufgenommen werden oder auf dem Umweg über Pflanzensauger. Auf direktem Wege gelangen die Ameisen an Pflanzensäfte über Nektarien, die von den Pflanzen innerhalb oder außerhalb von Blüten gebildet werden. Außerdem nehmen viele Ameisen Pflanzensäfte aus offenen Wunden der Pflanzen auf, was man vor allem im zeitigen Frühjahr beobachten kann. Beim Eintragen flüssiger Nahrung wurde bei *Aphaenogaster rudis* der für Insekten seltene Fall eines Werkzeuggebrauchs beschrieben. Die Tiere legen kleine Pflanzenteile oder Steine auf die flüssige Nahrung und tragen sie später mit der anhängenden Flüssigkeit in ihr Nest (FELLERS und FELLERS, 1976).

Auf dem Umweg über Pflanzensauger – vor allem Pflanzenläuse – gelangen die Ameisen dadurch an die Pflanzensäfte, daß die Läuse die für sie unbrauchbaren Bestandteile – vor allem Zucker – als **Honigtau** wieder ausscheiden. Diesen Honigtau geben die Pflanzensauger durch mechanischen Kontakt mit den Ameisen ab; er wird von zahlreichen Ameisenarten zum Teil in großen Mengen einge-tragen. Eine mittelgroße Kolonie der Waldameise *Formica polyctena* verbraucht im Jahr etwa 155 l Honigtau mit einem Zuckergehalt von 41 kg (HORSTMANN, 1974a). Solche »trophobiontischen Beziehungen«, wie sie zwischen Ameisen und



Pflanzenläusen ausgebildet sind, können auch zwischen Ameisen und Bläulingsraupen bestehen, wobei diese Schmetterlingsraupen zuckerhaltige Drüsensekrete abgeben (MALICKY, 1969; MASCHWITZ et al., 1975), und ebenfalls zwischen Ameisen und pflanzensaugenden Wanzen (MASCHWITZ und KLINGER, 1974). Unmittelbarer als auf dem Umweg über Pflanzensauger wird Pflanzenkost von Blattschneiderameisen aufgenommen, die einen Pilz kultivieren und von ihm hauptsächlich oder gar ausschließlich leben, und schließlich von körnersammelnden Ameisen, die Pflanzensamen als Nahrung eintragen.

Die Bestandteile, die für eine ausreichende Ernährung der Ameisen notwendig sind, wurden von BHATKAR und WHITCOMB (1970) dadurch untersucht, daß sie Ameisen mit künstlich zusammengestelltem Futter ernährten. Die erfolgreichste künstliche Nahrung, mit der es gelang, über 30 verschiedene Ameisenarten aus 4 verschiedenen Unterfamilien zu ernähren, bestand aus 5 g Agar, 500 cm<sup>3</sup> Wasser, einem ganzen Hühnerei, 62 cm<sup>3</sup> Honig und einer Vitaminkapsel (Mac Kesson Bexel). Die Vitaminkapsel enthielt im wesentlichen die Vitamine A, B<sub>1</sub>, 2, 6, 12, C, D und E und außerdem mehrere Mineralsalze. Welche Rolle diese Vitamine und Mineralien bei der Ernährung der Ameisen im einzelnen spielen, weiß man noch nicht. Es zeigte sich aber, daß sich die Tiere ohne Vitaminkapsel nur langsam und unvollständig entwickelten. *Formica schaufussi* z.B. brachte unter diesen Bedingungen keine geflügelten Geschlechtstiere hervor.

### 13.2 Ameisen als Räuber

Nahezu alle Ameisen, mit Ausnahme von Blattschneider- und einigen körnersammelnden Ameisen, leben mindestens zum Teil räuberisch. In besonders großer Menge wird tierische Kost von den Wanderameisen für ihre z.T. riesigen Kolonien eingetragen. Überall dort, wo Wanderameisen vorkommen, zählen sie zu den größten Räubern des Biotops. Nach TOPOFF (1972) vertilgt eine einzige Kolonie von *Eciton burchelli* am Tage über 100 000 Beutetiere, die zum größten Teil aus anderen Insekten bestehen.

Die Raubzüge von *Eciton burchelli* beginnen während der nomadischen Phase im Morgengrauen. Um diese Zeit verlassen die Arbeiterinnen ihr Biwak und verteilen sich auf mehrere Züge, die sich ihrerseits in ein Netzwerk einzelner Zweige aufteilen. Diese Züge werden im wesentlichen von den mittelgroßen Arbeiterinnen gebildet, während die kleinen im Biwak bleiben. Die größten Arbeiterinnen, die Soldaten, patrouillieren entlang der Raubzüge. Sie tragen keine Beute und dienen mit ihren mächtigen Mandibeln ausschließlich dem Schutz der Kolonie (vgl. Abb. 2.3). An der Spitze der Raubzüge wird von den Arbeiterinnen alles ergriffen, was an Insekten und anderen Beutetieren gefaßt werden kann. Durch Bisse und Stiche wird die Beute getötet, in kleinere Stücke gerissen und zurück zum Biwak transportiert. Daraus entsteht ein Gegenverkehr im Raubzug der Wanderameisen; während ein Teil der Arbeiterinnen weiter vordringt, laufen andere zum Biwak zurück und geben die Beute an kleinere Arbeiterinnen weiter, die sie an die Larven verfüttern (TOPOFF, 1972).

Sieht man von den Unterschieden ab, die zwischen verschiedenen Gruppen und Arten von Wanderameisen bestehen, dann sind im wesentlichen zwei Merkmale für die Lebensweise der Dorylinen kennzeichnend, das Nomadentum und die gemeinsam veranstalteten Raubzüge. Für beide Merkmale gibt es Vorstufen und Ausprägungen in anderen Unterfamilien, die Hinweise auf die Entwicklung der Dorylinen und die Entstehung ihrer Lebensweise geben (WILSON, 1958a).

Als Nomadentum bezeichnet man es, wenn eine Kolonie häufig ihren Nistplatz wechselt. Dieses Verhalten findet man auch in anderen Unterfamilien, nicht aber in der Häufigkeit wie bei den Dorylinen. Eine interessante Form des Nomadentums zeigt die sehr urtümliche Ponerine *Amblyopone pallipes*, die hauptsächlich von Hundertfüßlern lebt. Arbeiterinnen dieser Art fand man mehrfach in Gruppen um frisch getötete Beutetiere vereint, an denen ihre Larven fraßen. Die genauere Beobachtung dieser Gruppen zeigte, daß hier nicht die Beute zu den Larven, sondern die Larven zu frisch getöteten Beutetieren transportiert werden. Ein ähnliches Verhalten fand WILSON (1958a) bei der ebenfalls zu den *Amblyoponini* gehörenden *Myopone castanea* auf Neuguinea.

Unter gemeinsam veranstalteten Raubzügen (>group-predation<) faßt WILSON (1958a) zwei verschiedene Dinge zusammen, gemeinsame Angriffe auf Beutetiere und das gemeinsame Transportieren der überwältigten Beute in das Nest. Während der gemeinsame Transport der Beute bei höher entwickelten Ameisen relativ häufig vorkommt, sind es nur wenige Ponerinen, die auch gemeinsam angreifen. Dazu gehören solche Ponerinen, die Termiten erbeuten, wie einige Arten der Gattungen *Leptogenys*, *Megaponera*, *Paltothyreus* und *Ophthalmopone*. Auch *Cerapachynen*, die ausschließlich andere Ameisen erbeuten, gehören zu den gemeinsam jagenden Ameisen.

Interessant ist nun, daß es auch außerhalb der Dorylinen, in der Unterfamilie der Ponerinen, Arten gibt, die sowohl nomadisch leben als auch in Gruppen Raubzüge veranstalten und sich damit in wesentlichen Punkten wie Wanderameisen verhalten. Ein Beispiel dafür ist *Leptogenys diminuta*, die von WILSON (1958a) auf Neuguinea beobachtet wurde. *Leptogenys diminuta* baut keine Nester, sondern lagert in vorgegebenen Erdlöchern oder einfach zwischen Zweigen und Laub auf dem Boden. Wie lange sie dort lagert, weiß man nicht, da noch keine Nestumzüge beobachtet wurden, weder von WILSON, noch von MANN, der diese Art schon 1919 untersucht hat. Dafür aber weiß man aus den Beobachtungen von WILSON, daß *Leptogenys diminuta* in Gruppen auf die Jagd geht. Solche Gruppen bestehen aus etwa 40 Arbeiterinnen, die in enger Formation, in Reihen von 3–6 Ameisen jagen. Nach erfolgreicher Jagd wird die Beute gemeinsam zum Nistplatz transportiert. Diese Beobachtungen von WILSON werden von MASCHWITZ und MÜHLENBERG (1975) ergänzt, die Raubzüge von 3–100 Tieren beobachtet haben. Sie konnten zeigen, daß die Raubzüge Spuren folgen, die von Kundschaftern zwischen der Beute und dem Nest gelegt werden. Bisweilen ziehen die Kolonnen aber auch vergebens aus, weil die Beutetiere, zu denen die Spuren ursprünglich führten, entkommen sind.

Ökonomischer arbeitet *Leptogenys ocellifera*, die im Nahbereich ihrer Nester

Dauerspuren anlegt, die bei Tag und Nacht von Arbeiterinnen begangen und von anderen Arbeiterinnen bewacht werden. Wenn einzeln oder auch in Gruppen jagende Arbeiterinnen eine Beute gestellt haben, dann brauchen sie nicht ins Nest, sondern nur bis zur Dauerspur zurückzukehren, um Verstärkung herbeizuholen. Auf dem Weg zwischen der Beute und der Dauerspur legen die Arbeiterinnen eine Spur mit dem Sekret ihrer Giftdrüse, die zugleich Orientierungs- wie Alarmierungsfunktion hat. Sie locken damit andere Arbeiterinnen von der Dauerspur zur Beute, und zwar so effektiv, daß sich schon wenige Minuten, nachdem die Beute entdeckt wurde, Dutzende, bisweilen gar Hunderte von Arbeiterinnen an der Beute einfinden.

In Gruppen jagende Ameisen erbeuten häufig größere Tiere oder auch die Brut anderer sozialer Insekten, die für einzeln jagende Ameisen gewöhnlich unerschbar bleiben (WILSON, 1958a). *Leptogenys diminuta* und *L. purpurea* haben sich auf das Erbeuten verhältnismäßig großer Arthropoden spezialisiert, *Megaponera* auf das Erbeuten von Termiten, die Cerapachynen auf das Erbeuten von Ameisen, und die Dorylinen-Gattungen *Eciton* und *Anomma* erbeuten eine ganze Fülle anderer Arthropoden, einschließlich sozialer Wespen und Ameisen.

Die Verbindung des Gruppenjagats mit dem Nomadentum könnte – nach WILSON, 1958a – darin begründet sein, daß größere Arthropoden und soziale Insekten weiter zerstreut sind als kleinere Beutetiere. Dementsprechend müssen die in Gruppen jagenden Ameisen ihre Jagdgebiete ausdehnen, was zum Nomadentum geführt haben könnte. Diese Hypothese trifft aber für die Gattung *Leptogenys* wahrscheinlich nicht zu. Denn bei *Leptogenys binghami* und *Leptogenys attenuata* z.B. werden Nestumzüge sehr gut organisiert, obwohl typische Gruppenjagd nicht ausgebildet ist. Außerdem zieht *Leptogenys ocellifera*, trotz ihrer hochentwickelten Jagdmethoden, nicht häufiger um als die einzeln jagende *Leptogenys binghami*, die zudem soziale Insekten (Termiten) erbeutet (MASCHWITZ und MÜHLENBERG, 1975).

Als Anpassung an ihre räuberische Lebensweise sind die Mandibel einiger Ameisenarten charakteristisch ausgebildet. So gibt es Arten, die ihre Mandibel fast im Winkel von 180° spreizen (Abb. 13.1) und durch mächtige Schließmuskeln (Abb. 13.2) kraftvoll schließen können, wobei die Zähne der Mandibel tief in die Beute eindringen. Solche Mandibel sind in mehreren Ameisengattungen aus verschiedenen Unterfamilien ausgebildet und sicher unabhängig voneinander entstanden. Man findet sie in den Gattungen *Odontomachus* und *Anochaetus* (Ponerinen), in der Artengruppe der *Dacetini* (Myrmicinen) und in der Gattung *Myrmoteras* (Formicinen).

Die *Dacetini* bestehen aus etwa 200 bekannten Arten, die zum größten Teil oder gar ausschließlich Collembolen (Springschwänze) erbeuten (BROWN und WILSON, 1959). Springschwänze gehören zur primär ungeflügelten Gruppe der Urinsekten, die meist mit einer Springgabel ausgestattet sind, die in der Ruhelage nach vorn, unter den Bauch geklappt wird. Bei Beunruhigung wird die Gabel plötzlich nach hinten geschlagen, und die Tiere springen in einem mächtigen Satz nach vorn. Diese Collembolen werden von den *Dacetini* entweder in der Erde



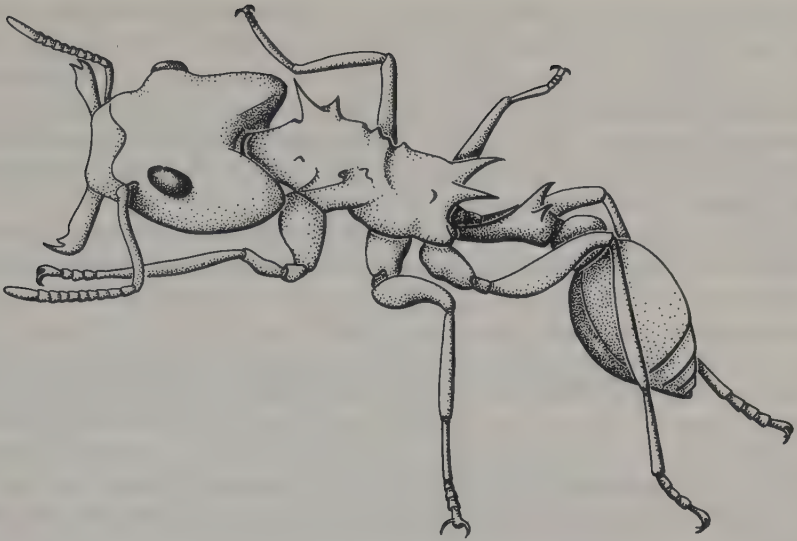


Abb. 13.1: Arbeiterin von *Daceton armigerum* mit gespreizten Mandibeln (nach WILSON, 1962a, verändert)

oder auf der Bodenoberfläche erbeutet. Da sie schon bei geringer Störung davonspringen, schleichen sich die Ameisen mit ihren gespreizten Mandibeln sehr behutsam heran. Die Mandibel werden bei *Strumigenys* und anderen Arten dadurch gespreizt, daß jeweils ein Zahn an der Basis der Mandibel in einen seitlichen Vorsprung der harten Oberlippe (Labrum) einrastet (Abb. 13.2). Dadurch sind die Mandibel weit geöffnet und stehen gleichzeitig unter der Spannung der kräftigen Schließmuskeln. Im Zentrum des Labrums stehen zwei lange Fühlborsten, die

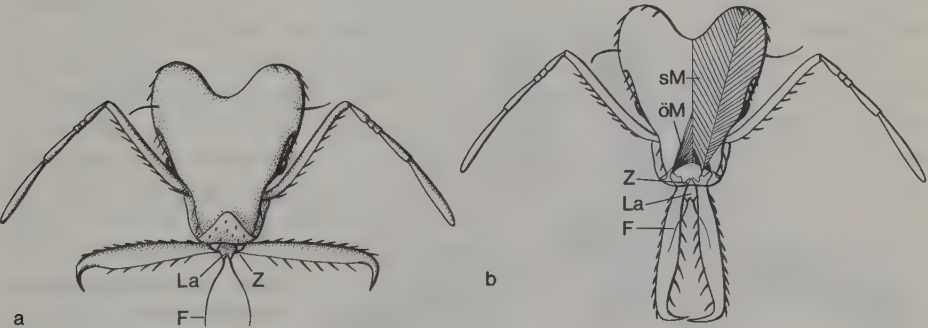


Abb. 13.2: Kopf einer Arbeiterin von *Strumigenys loriae* mit gespreizten (a) und geschlossenen (b) Mandibeln. F: Fühlborste; La: Labrum; öM: Öffnungsmuskel und sM: Schließmuskel der Mandibel; Z: Zahnartiger Fortsatz eines Mandibels, der bei gespreizten Mandibeln hinter einem seitlichen Vorsprung des Labrums einrastet (nach BROWN und WILSON, 1959, verändert)

von den Collembolen nur dann berührt werden, wenn sie sich im Fangbereich der Mandibel befinden. Das Berühren der Borsten führt zum schlagartigen Ausklinken und Schließen der Mandibel, ohne daß die Collembolen sich noch durch einen Sprung retten können. Der heftige Schlag der mit Zähnen besetzten Mandibel reicht häufig aus, um die Beute bewegungsunfähig zu machen. Im anderen Fall wird die noch zappelnde Beute vom Untergrund abgehoben und durch einen Stich getötet (BROWN und WILSON, 1959).

*Daceton armigerum* (Abb. 13.1) jagt auf Bäumen und Sträuchern. Die Mandibel dieser Art sind meist nur im Winkel von  $45-90^\circ$  geöffnet. Bei geringer Störung aber werden sie weiter gespreizt; sie rasten ein, werden von der Oberlippe auseinandergehalten und bilden nun einen Winkel von  $170^\circ$ . Vor größeren Objekten, die nicht als Beute in Frage kommen, fliehen die Ameisen und zeigen dabei ihre seltsame Fähigkeit, rückwärts ebenso rasch zu laufen wie vorwärts. Beuteobjekte werden zunächst kurz mit den Fühlern berührt und dann durch das schlagartige Schließen der Mandibel ergriffen. Durch besonders lange Fußklauen haben die *Daceton*-Arbeiterinnen guten Halt auf den Bäumen und Sträuchern und werden somit auch mit größeren und sich heftig wehrenden Beutetieren fertig (WILSON, 1962a).

Ameisen, deren Mandibel nicht in dieser Weise spezialisiert sind, bemächtigen sich ihrer Beute auf andere Weise. Von der zu den Formicinen gehörenden Weberameise *Oecophylla longinoda* weiß man schon aus den Arbeiten von COHIC (1948), WEBER (1949) und VANDERPLANK (1960), daß sie außer anderen Insekten auch Wanderameisen der Gattung *Anomma* erbeuten. Das geschieht bei ihnen nicht in einer Gemeinschaftsaktion, sondern ist das Werk einzelner Arbeiterinnen. Diese Arbeiterinnen sitzen auf Zweigen oder Blättern außerhalb der vorüberziehenden Wanderameisen. Sie greifen dann blitzartig mit ihren Mandibeln in die Masse der *Anomma*-Arbeiterinnen hinein und ziehen eine von ihnen heraus. Die ergriffene Wanderameise wird dann von mehreren – wahrscheinlich



Abb. 13.3: *Leptothorax*-Arbeiterinnen, die eine koloniefremde Ameise (*Harpagoxenus*) dadurch angreifen, daß sie sie an Fühlern und Beinen strecken (Photo: A. BUSCHINGER)

durch Alarmsignale herbeigeholten – *Oecophylla*-Arbeiterinnen so lange an den Extremitäten gezerzt, bis sie bewegungslos ist. Danach wird sie in das *Oecophylla*-Nest getragen.

Dieses Verhalten, die Beute mit vereinten Kräften zu Tode zu strecken, wird auch von anderen Ameisen gezeigt. Nach SCHNEIRLA (1971) geschieht das auch bei den Wanderameisen *Eciton burchelli* und *Labidus coecus*, die größere Beutetiere auf diese Weise nicht nur töten, sondern auch gleich in Stücke reißen. Und auch bei Waldameisen und anderen Arten (Abb. 13.3) kann man häufig beobachten, wie Beutetiere und Eindringlinge in die Kolonie an den Extremitäten ergriffen und gestreckt werden.

### 13.3 Trophobiontische Beziehungen zwischen Ameisen und Pflanzenläusen

Honigtau, der Kot von Pflanzenläusen, spielt für die Ernährung vieler Ameisen, vor allem aus den Unterfamilien der Dolichoderinen, Myrmicinen und Formicinen, eine außerordentlich große Rolle. Fast alle mitteleuropäischen Ameisenarten sind in ihrer Ernährung so weit von ihm abhängig, daß sie nur dort siedeln können, wo es Pflanzenläuse gibt. Bei der trophobiontischen Beziehung zwischen Pflanzenläusen und Ameisen, wie KLOFT (1959a) sie versteht, wird der Kot durch die Ameisen direkt von der Anusregion der Läuse abgeholt (Abb. 13.4).

Für die Pflanzenläuse schafft die Abgabe ihres Kotes besondere Probleme, weil sie einen enormen Durchfluß an Nahrung haben; sie nehmen sehr viel Flüssigkeit auf und koten ebenfalls viel wieder aus. Da dieser Kot sehr zuckerhaltig ist, können sich seine Erzeuger, die häufig in Kolonien siedeln, leicht selber oder gegenseitig damit verkleben. Sie haben daher verschiedene Mechanismen entwickelt, diesen Kot gefahrlos zu entfernen. So spinnen einige Arten ihren Kot in Wachsfäden ein, andere spritzen ihn vom Anus weit fort, und wieder andere nehmen ihre Hinterbeine zu Hilfe und schleudern damit den Kot fort (KUNKEL, 1972).

Im Zusammenleben mit den Ameisen haben sich viele Pflanzenläuse an ihre Kotabnehmer angepaßt. So wurden von einigen Arten, deren Vorfahren noch Wachsfäden gesponnen hatten, die Wachsdrüsen reduziert, die dadurch überflüssig wurden, daß die Ameisen für eine gefahrlose Beseitigung des Kots sorgen. Bei anderen Arten wurde die Behaarung in der Umgebung des Anus verstärkt, was für die Abnehmer des Kottropfens direkt vom Körper der Läuse von Vorteil ist (SCHMIDT, 1952). Ebenfalls im Zusammenleben mit den Ameisen wurde die sog. Cauda (Abb. 13.5) reduziert, die wahrscheinlich den Rücken der Läuse vor einem Abrollen des Kots schützte (KUNKEL, 1973).

Die Verhaltensänderungen der Pflanzenläuse, die sich im Zusammenleben mit den Ameisen vollzogen haben, betreffen zunächst die Kotabgabebereitschaft. Die Läuse halten ihren Kot zurück, zeigen aber gleichzeitig durch bestimmte Signale ihre Kotabgabebereitschaft an, indem sie ihren Hinterleib aufrichten und mit den Beinen pendeln. Andere Pflanzenläuse haben diese Signale bis auf eine leichte



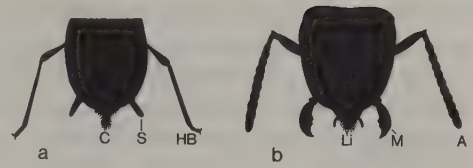


Abb. 13.4: Waldameisen-Arbeiterin, die eine Blattlaus »melkt« (nach v. FRISCH, 1974, verändert)

Unruhe reduziert. Die Signale der Ameisen, die Blattläuse dazu veranlassen, ihren Kot abzugeben, sind bei vielen Arten sehr spezialisiert. Bei diesen Arten gelingt es nicht, die Signale der Ameisen durch mechanisches Reizen mit einer feinen Borste zu imitieren. Bei anderen Arten, wie bei vielen Lachniden (Rindenläusen), gelingt das. Sie geben auf leichte mechanische Reize einen Kottropfen ab, ziehen ihn aber wieder zurück, wenn er nicht abgeholt wird. Auch viele Wurzelläuse, die besonders eng mit Ameisen vergesellschaftet sind, geben Kottropfen auf künstliche mechanische Reize hin ab (KUNKEL, 1973).

Das Zusammenleben mit den Ameisen hat bei einigen Arten auch dazu geführt, daß sie ihren Lebensrhythmus geändert haben. Man kennt anholozyklische Pflanzenläuse, die sich nur parthenogenetisch fortpflanzen, und holozyklische, die sich abwechselnd parthenogenetisch und geschlechtlich fortpflanzen. Diese unter-

Abb. 13.5: Habituellem Vergleich zwischen dem Abdomen einer Blattlaus (a) – gesehen aus der Ameisenperspektive – und dem Kopf einer futter anbietenden Ameise (b). A: Antenne; C: Cauda; HB: Hinterbein; Li: Labium; M: Mandibel; S: Siphon (nach KLOFT, 1959a)



schiedlichen Generationen können auf derselben Pflanze bleiben (monözische Arten) oder ihre Wirtspflanze wechseln (heterözische Arten). Eine heterözische Art ist z.B. *Aphis fabae*, die nicht mit Ameisen assoziiert ist. *Disaphis bononii* dagegen wurde im Verlauf ihrer Anpassung an die Trophobie sekundär monözisch und steht damit ihren Ameisen über mehrere Generationen zur Verfügung (WAY, 1963).

Die Birkenrindenlaus *Symydobius oblongus* lebt nur mit Ameisen zusammen. Hält man die Ameisen von den Läusen fern, dann gehen die Läusekolonien nach wenigen Tagen zugrunde. Die Läuse, die nicht von Ameisen besucht werden, halten zunächst ihren Kot zurück. Sie werden unruhig und reagieren individuell verschieden. Einige von ihnen heben ihren Hinterleib senkrecht in die Höhe, was sie gewöhnlich nicht tun, solange sie von Ameisen besucht werden. Die Larven beginnen bald, mit ihren Hinterbeinen hin und her zu pendeln. Einige Läuse zeigen ein rhythmisches Bewegen ihrer Analklappe, bei dem mitunter ein Kottropfen aus- und eintritt. Schließlich wird der Kot abgeschieden, aber häufig weder abgeschleudert noch abgespritzt, so daß bald einige Individuen am Birkenast festkleben. Bei einigen Populationen können allerdings junge Larven dazu übergehen, den Kot abzuschleudern. Allgemein aber wachsen die Unruhe in der Kolonie und das Bestreben abzuwandern.

Die Signale, die von den kott anbietenden Pflanzenläusen auf die Ameisen ausgeübt werden, vergleicht KLOFT (1959b, 1960) mit den Signalen futter anbietender Ameisen beim gegenseitigen Nahrungsaustausch. Wie schon beschrieben wurde, bieten Ameisen mit weit geöffneten Mandibeln, vorgestreckter Unterlippe und mit leichten Fühlerschlägen ihr Futter an. Es ist nun auffällig, daß auch beim Kott anbieten der Aphiden (Blattläuse) ähnliche Signale erkennbar sind, wie die Abb. 13.5 zeigt. Auf dieser Abbildung ist der Hinterleib einer Pflanzenlaus und der Kopf einer futter anbietenden Ameise in Umrissen dargestellt. Die Ähnlichkeit beider Umrisse beruht darauf, daß die Hinterbeine der Aphide den Ameisenfühlern, die beiden Siphone den geöffneten Mandibeln der Ameise und die Cauda der vorgeschobenen Unterlippe der Ameise gleicht. Dazu kommt, daß die Blattläuse häufig mit den Hinterbeinen pendeln, ähnlich wie es futter anbietende Ameisen mit ihren Fühlern tun. Die Reaktion der Ameisen auf die zur Kottabgabe bereiten Pflanzenläuse paßt ebenfalls in das Trophallaxis-Schema. Die Ameisen zeigen ein Bettelverhalten, ähnlich wie futter anbietenden Ameisen gegenüber, und veranlassen dadurch die Läuse zum Abgeben des Kottropfens. – Gegen diese Hypothese von KLOFT, nach der die Blattläuse beim Kott anbieten das Auslöseschema futter anbietender Ameisen imitieren, spricht allerdings, daß auch

trophobiontische Beziehungen zu Coccinen (Schildläuse) bestehen, die absolut nicht in dieses Schema passen.

Die Vorteile, die den Pflanzenläusen aus der Trophobie mit Ameisen erwachsen, bestehen nicht nur in der gefahrlosen Beseitigung ihres Kots. Die Ameisen schützen ihre Läuse außerdem vor deren Feinden, wie etwa aus den Untersuchungen von EL-ZIADY und KENNEDY (1956) hervorgeht. Es zeigte sich, daß Arbeiterinnen von *Lasius niger* die Larven von Coccinelliden (Marienkäfern) und Syrphiden (Schwebfliegen), die sich von Pflanzenläusen ernähren, in der Nähe ihrer Läuse angreifen und entfernen. Ähnliche Befunde gibt es für zahlreiche andere Ameisenarten. Die Pavillons, die etwa von *Oecophylla* zum Schutz ihrer Läuse gebaut werden, sind nicht nur ein Schutz gegen natürliche Feinde der Pflanzenläuse, sondern auch gegen ungünstige Witterungsbedingungen. Das geht aus den Untersuchungen von WAY (1954b) hervor, nach denen *Oecophylla longinoda* ihre »Läuseställe« meist während der feuchten Jahreszeit und bei Regenfällen baut. Die Ställe sind zwar nicht wasserdicht, schützen die Läuse aber doch davor, daß sie vom Regen herabgespült werden. Von Arten der körnersammelnden Gattung *Pheidole* weiß man, daß sie Schutzbauten nicht nur über Ansammlungen ihrer Pflanzenläuse errichten, sondern auch über Ameisenstraßen, die zu den Pflanzenläusen führen. Bei starkem Wind und bei Regenwetter werden nur solche geschützten Pflanzenläuse aufgesucht. Das deutet darauf hin, daß mit diesen Schutzeinrichtungen zunächst die Ameisen der eigenen Kolonie geschützt werden und wahrscheinlich erst sekundär die Pflanzenläuse (WAY, 1963).

Bei einigen Pflanzenläusen, die von *Lasius*-Arten gehalten werden, sammeln die Ameisen die Eier von den Wirtspflanzen und bringen sie den Winter über in ihr Nest (ZWÖLFER, 1958; PONTIN, 1960b). Einige Arten von Pflanzenläusen können nur auf diese Weise den Winter überstehen. Die aus den Eiern geschlüpften Läuse werden im Frühjahr in die Brutkammern gebracht und finden von hier aus selbständig ihre Wirtspflanzen.

Aus Java wird von REYNE (1954) eine bemerkenswerte Beziehung zwischen bestimmten Wolläusen der Gattung *Hippeococcus* und Ameisen der Gattung *Dolichoderus* beschrieben. Alle bekannten Arten dieser Wollausgattung sind mit Ameisen assoziiert, die ihre Läuse auf Zweigen und Rinden aufsuchen. Wenn die Pflanzenläuse beunruhigt werden, dann steigen ihre Larven den Ameisen auf den Rücken. Andere Läuse werden von den Ameisen gefaßt und zwischen den Mandibeln davongetragen.

Allgemein weist das Verhältnis zwischen Ameisen und Pflanzenläusen Merkmale auf, die Parallelen zu Regeln der Domestikation erkennen lassen (KUNKEL, 1973):

- Beide Partner eines Domestikationsverhältnisses sind zu einem gewissen Grade sozial und können miteinander kommunizieren. Die Hinterbeinbewegung der Läuse paßt in das Schema der Fühlerbewegungen futter anbietender Ameisen.
- Das Verhältnis wird im Verlauf der Domestikation zunächst nur modifikatorisch verändert. Das zeigt sich auch beim Kotabgeben der Läuse, bei denen sich ohne Ameisen z.T. wieder ursprüngliche Verhaltensweisen einstellen.



□ Unter dem Einfluß der Halter werden die Partner ihrem natürlichen Einfluß entzogen. Dadurch werden bestimmte Mutanten begünstigt, die ein Abhängigkeitsverhältnis begründen, wie es auch für Pflanzenläuse nachgewiesen ist.

□ Bei einer Domestikationsbeziehung können auch wertneutrale Mutationen erhalten bleiben, was zu einer größeren Variabilität führt, die auch bei einigen Pflanzenläusen, z.B. bei Lachniden, zu beobachten ist.

Was aber gewinnen die Ameisen aus ihrer Beziehung zu den Pflanzenläusen? Woraus besteht der Honigtau, der für die Ernährung vieler Ameisen notwendig ist? Der Honigtau besteht im wesentlichen aus Zucker, und zwar hauptsächlich aus Fructose, Sucrose und Glucose, z.T. auch aus Maltose und aus verschiedenen Ketten dieser Zuckerbestandteile (Oligosaccharide). Daneben finden sich im Honigtau freie Aminosäuren, Proteine, Mineralstoffe und B-Vitamine. Was die Aminosäuren betrifft, so können sie über 13 % des Trockengewichts des Honigtaus ausmachen und alle Aminosäuren umfassen, die für die Tierernährung notwendig sind. Unterschiedliche Zusammensetzungen des Honigtaus beruhen weniger auf den unterschiedlichen Arten von Pflanzenläusen, von denen die Ameisen den Honigtau beziehen, als vielmehr auf den unterschiedlichen Arten der Wirtspflanzen, auf deren Alter und auf Unterschieden der Pflanzenteile, die von den Läusen angezapft werden (Zusammenf.: WAY, 1963; AUCLAIR, 1963).

### 13.4 Körnersammelnde Ameisen

Körnersammelnde Ameisen wurden schon vor langer Zeit dabei beobachtet, wie sie Getreidekörner und andere Pflanzensamen zusammensuchen und in ihren Nestern z.T. in großen Mengen einlagern. Diese Vorratswirtschaft, wie sie körnersammelnde Ameisen oder auch die Honigameisen betreiben, ist nur für bestimmte Arten typisch, vor allem für solche, die lange Trockenzeiten zu überstehen haben. Andere Arten haben es in ihren Verbreitungsgebieten nicht nötig, weil entweder das gesamte Jahr hindurch Nahrung in ausreichender Menge zur Verfügung steht oder weil die nahrungsarme Zeit mit der kalten Jahreszeit zusammenfällt, die von den Ameisen in einer Kältestarre überdauert wird.

Das Eintragen von Pflanzensamen ist aber nicht unbedingt mit einer Vorratswirtschaft gekoppelt. Das sieht man am Beispiel vieler mitteleuropäischer Arten, wie *Tetramorium caespitum*, *Lasius fuliginosus*, *Lasius niger*, *Formica fusca*, *Formica exsecta*, verschiedener Waldameisen und einiger *Myrmica*-Arten (WELLENSTEIN, 1952), die gelegentlich Pflanzensamen eintragen. Die Pflanzensamen werden von diesen Arten aber nicht »eingekellert«, sondern sofort verwertet. Im Gegensatz zu den typischen Körnerameisen sind diese Arten auch nicht an den gesamten Samen interessiert, sondern nur an Teilen davon, an ölhaltigen Anhängen, die als **Elaiosome** bezeichnet werden.

Wichtig sind die Pflanzensamen für die körnersammelnden Arten der Gattung *Messor* (Abb. 13.6) und *Monomorium*, die im Mittelmeerraum heimisch sind, für die amerikanischen Ernteameisen der Gattung *Pogonomyrmex* und für



Abb. 13.6: Samen eintragende *Messor*-Arbeiterin (nach LINSSENMAIER, 1972, verändert)

die ebenfalls in Amerika verbreitete Gattung *Veromessor*. Eine weitere Gattung körnersammelnder Ameisen (*Pheidole*) ist sowohl in der Alten wie in der Neuen Welt verbreitet. Auch für diese Ameisen stellen die Pflanzensamen meist nicht die einzige Nahrung dar; sie tragen z.T. auch Beute ein und nehmen Zuckerwasser an, wenn man es ihnen anbietet. Für die Ernährung während der Trockenzeit aber, die diese Arten normalerweise zu überstehen haben, sind die eingelagerten Pflanzensamen notwendig. Durch Zerkauen des Sameninhalts und durch Einspeicheln mit dem enzymreichen Sekret ihrer Labialdrüsen gelingt es ihnen, die in den Samen gespeicherte Stärke in Zucker umzuwandeln. Und der auf diese Weise gewonnene Zucker ersetzt den Ameisen im wesentlichen das, was andere Arten aus dem Honigtau von Pflanzenläusen gewinnen.

Die Verarbeitung der Samen im Nest beginnt damit, daß die Samen zunächst geöffnet und die Samenschalen entfernt werden. Der Inhalt der Samen wird dann in gemeinsamer Arbeit gekaut und mit dem Sekret der Labialdrüse versetzt. Die Stärke wird bei diesem Vorgang zunächst in Maltose und dann in Glucose umgewandelt (DELAGE, 1962). Die Keimung der Samen, die von den Ameisen in den warmen und feuchten Nestern gelagert werden, verhindert *Messor* wahrscheinlich durch das Sekret ihrer Metathorakaldrüse, das nach den Untersuchungen von KOOB (1971) und SCHILDKNECHT und KOOB (1970, 1971) u.a.  $\beta$ -Hydroxydecan-säure enthält. Diese Substanz, die als **Myrmicacin** bezeichnet wird, ist stark keimhemmend, wie aus einem »Zwetschgenmustest« anschaulich hervorgeht. Behandelt man nämlich Zwetschgenmus mit Myrmicacin, dann zeigt sich noch nach 20 Tagen, daß es weder von Pilzen noch von Fruchtfliegen befallen wird, während unbehandeltes Mus nach dieser Zeit schon völlig verdorben ist. Mit diesem keimhemmenden Myrmicacin könnte es den Ameisen gelingen, das Auskeimen der eingetragenen Samen zu verhindern.

### 13.5 Blattschneiderameisen

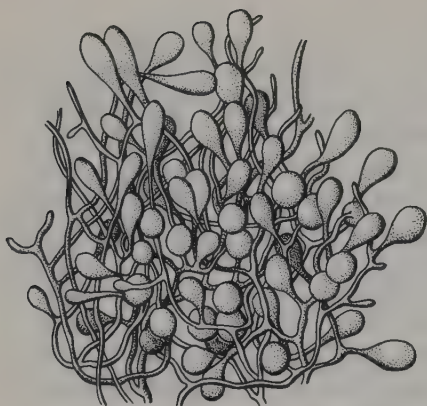
Ähnlich wie die obligatorische Symbiose vieler Ameisenarten mit bestimmten Pflanzenläusen und auch die Symbiose vieler obligatorischer Pflanzenbewohner mit ihren Wirtspflanzen, so ist auch das Verhältnis der Blattschneiderameisen zu ihren Futterpilzen eine obligatorische Symbiose zwischen sehr verschiedenartigen Organismen (MARTIN, 1969). Blattschneiderameisen leben ausschließlich in tropischen und subtropischen Gebieten der Neuen Welt. Alle dazugehörenden Arten züchten einen Pilz in ihren Nestern, von dem sie zumindest hauptsächlich, wenn nicht ausschließlich leben. Die Pilze werden auf Nährböden kultiviert, die bei verschiedenen Arten sehr unterschiedlich sind. Einfachere und primitivere Arten verwenden Insektenfäkalien oder auch tote Insekten als Substrat, höher entwickelte Arten züchten ihre Pilze auf abgestorbenen Pflanzenteilen oder auf Blättern und Blütenteilen, die von lebenden Pflanzen abgeschnitten werden. Die Arten der Gattung *Acromyrmex* und *Atta* sind am höchsten entwickelt; sie verwenden fast ausschließlich Blätter oder Blütenteile lebender Pflanzen als Substrat für die Kultur ihrer Pilze.

Der Ursprung der Pilzzucht ist bei den Ameisen noch nicht restlos geklärt. Nach der Hypothese von v. IHERING (1894) gehen die Blattschneiderameisen auf die körnersammelnden Ameisen zurück. Nach dieser Vorstellung war die unvermeidliche Schimmelbildung vor allem der noch unreif eingetragenen Samen der Ausgangspunkt für die Pilzzucht. Ein Teil der Körnersammler hat diesen Schimmel den Samen vorgezogen und ist schließlich dazu übergegangen, die Pilze auch auf anderem Substrat zu kultivieren. Nach FOREL (1902) gehen die Blattschneiderameisen dagegen auf Arten zurück, die ursprünglich in verrottendem Holz siedelten und sich von den dort wachsenden Pilzen ernährten. Wahrscheinlicher aber ist es, daß sich die Pilzzucht der Blattschneiderameisen von solchen Arten ableitet, die dazu übergegangen sind, von den Pilzen zu leben, die auf ihren eigenen Fäkalien gewachsen sind (WEBER, 1956b). Eine solche Entwicklungsstufe wird von Arten der Gattung *Allumerus* repräsentiert, die in Myrmecodomatien von *Hirtella* (*Rosaceae*) siedeln. *Allumerus*-Arten züchten einen Pilz auf ihren eigenen Fäkalien und Nestabfällen, wobei besonders lange und starke Borsten der Wirtspflanzen den Pilzen als »Bohnenstangen« dienen (VOGEL, pers. Mitt.).

Obwohl die Symbiose der Blattschneiderameisen mit ihren Pilzen schon seit den Untersuchungen von MÖLLER (1893) bekannt ist, besteht noch keine volle Klarheit über die Identität der von den Ameisen kultivierten Pilzarten. So nehmen MÖLLER (1893), WHEELER (1907) und WEBER (1972a) an, daß die Pilze der Blattschneiderameisen zu den höheren Pilzen (Basidiomyceten) gehören, während LEHMANN (1974, 1975) sie für Ascomyceten hält und sie in die *Aspergillus flavus*-Gruppe stellt. Tatsächlich bereitet die Bestimmung dieser Pilze deshalb besondere Schwierigkeiten, weil sie in den Ameisennestern keine Sporenträger hervorbringen und weil sich ihre Kultur auf künstlichen Nährmedien als besonders schwierig erwiesen hat. Auf den üblichen Nährmedien (Kartoffel-Dextrose oder Dextrose-Agar) wächst der Pilz nur sehr langsam und wird rasch von ande-



Abb. 13.7: ›Ambrosia‹-Körperchen des Pilzes einer Blattschneiderameise (nach WHEELER, 1923, verändert)

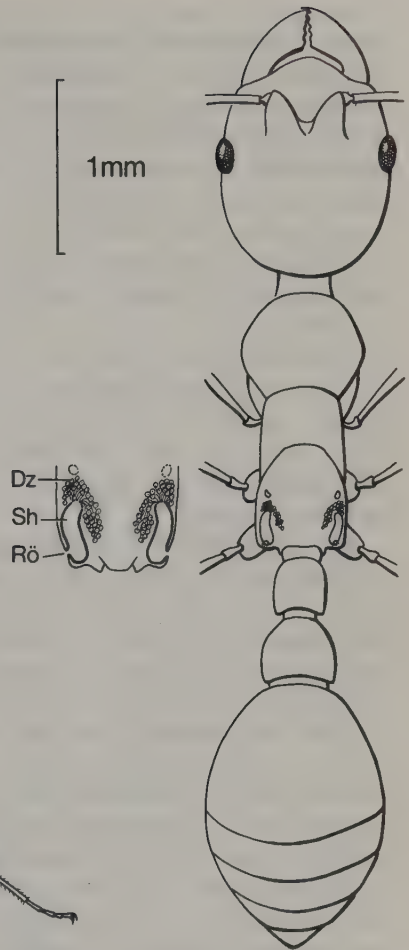
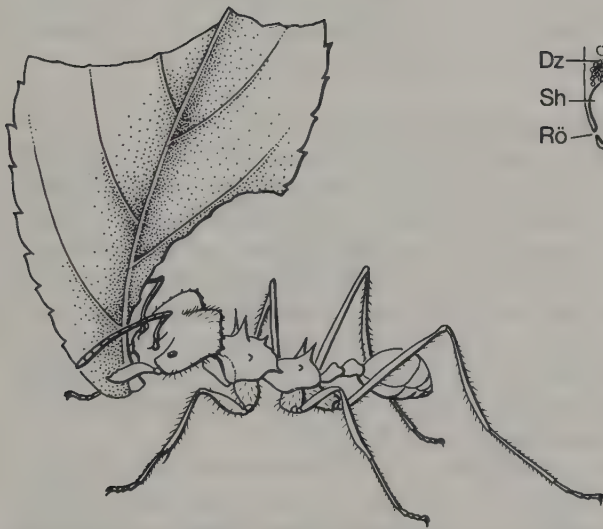


ren Mikroorganismen überwuchert. Sobald aber die Ameisen Zugang zu ihren Pilzen haben, ist die Kultur auf unbestimmte Zeit lebensfähig.

In den Nestern der Blattschneiderameisen, wie z.B. von *Atta sexdens*, werden die Pilze in einer Vielzahl von Kammern kultiviert. Die einzelnen Kulturen haben eine zerbrechliche schwammähnliche Struktur und sind in der Regel halbkreisförmig, mit einem Durchmesser von 15–30 cm. Die einzelnen Pilzfäden (Hyphen) werden von den Ameisen beständig beschnitten und bilden dadurch knollenförmige Wucherungen, die als ›Ambrosia-Körperchen‹ oder ›Kohlrabiköpfchen‹ (MÖLLER, 1893) bezeichnet werden. Diese winzigen weißen Gebilde (Abb. 13.7) der Pilze sind es, die den Ameisen als Nahrung dienen. Das Pflanzenmaterial, das etwa von *Atta cephalotes* eingetragen wird, besteht zu 49 % aus frisch geschnittenen Blättern, zu 44 % aus frischen Blütenteilen, zu 3 % aus geschnittenem Laub und zu weniger als 1 % aus Zweigen; die restlichen 3 % konnten nicht identifiziert werden (CHERRETT, 1972). Wichtig für das Schneiden und Eintragen des Pflanzenmaterials ist – außer der physikalischen Beschaffenheit des Materials – das Vorhandensein bestimmter Futterstoffe. Tropft man solche Futterstoffe aus Sucrose, Rhamnose, Trehalose und Arabinose auf Filterpapier auf, dann wird auch das Filterpapier geschnitten und eingetragen (LITTLEDYKE und CHERRETT, 1975). Beim Schneiden werden Stücke aus den Blättern und Blüten herausgeschnitten und senkrecht zwischen den Mandibeln ins Nest transportiert (Abb. 13.8). Im Nest werden die Blattstücke gereinigt, in kleine Stücke zerschnitten und eingespeichelt. Bevor sie in den Pilzgarten gelegt und mit Pilzmycel bedeckt werden, bringen die Ameisen sie an die Spitze ihres Hinterleibs und drücken einen Fäkalientropfen darauf. Dabei übertragen sie offenbar Stoffe auf das Substrat, die für das Wachsen des Pilzes notwendig sind (WEBER, 1947, 1956a,b, 1958, 1966).

WEBER (1947, 1966) nahm zunächst an, daß im Speicheldrüsensekret oder in den Fäkalien der Blattschneiderameisen Antibiotika enthalten sind, die das Wachstum fremder Mikroorganismen in den Pilzgärten verhindern. Diese Hypothese konnte aber durch die Untersuchungen von MARTIN et al. (1969) nicht be-

Abb. 13.8 (links): Blattstück eintragende Blattschneiderameise (nach LINSSENMAIER, 1972, verändert) □ Abb. 13.9 (rechts): Metathorakdrüse von *Myrmica*; rechts: Übersicht; links: Ausschnitt des Metathorax. Dz: Drüsenzellen; Rö: Reservoiröffnung; Sh: Sekrethöhlung (aus MASCHWITZ, unveröffentlicht, nach JANET, 1898)



stätigt werden. Weder in den Extrakten der von ihm untersuchten *Atta colombica tonsipes*, noch in den Pilzgärten oder in den Überresten der aus dem Nest geworfenen alten Kulturen fanden sich Hinweise auf Antibiotica, wohl aber im Sekret der Metathorakdrüse. Die Reservoirs dieser Drüsen (Abb. 13.9), in die mehrere Drüsen einmünden, haben keinen Verschluss; und so verteilt sich ihr Sekret über die Körperoberfläche der Ameisen. Das Sekret dieser Drüsen erwies sich als sauer und stark antibiotisch (MASCHWITZ et al., 1970; MASCHWITZ, 1971). Bei Blattschneiderameisen enthält das Sekret Phenylelessigsäure, die als Konservierungsstoff noch wirksamer ist als Benzoesäure. Außerdem enthält das Sekret weitere antibiotisch wirksame Stoffe wie  $\beta$ -Hydroxydekansäure (Myrmicacin),  $\beta$ -Hydroxyoctansäure und  $\beta$ -Hydroxyhexansäure und zusätzlich noch den Pflanzenwuchsstoff  $\beta$ -Indolylessigsäure (KOOB, 1971).

Woraus besteht aber die Substanz in den Fäkalien der Blattschneiderameisen,

die für das Wachstum der Pilze offenbar notwendig ist? Nach den Untersuchungen von MARTIN und MARTIN (1970) finden sich in den Fäkalien hauptsächlich Allantoin, außerdem Ammoniak, alle in der Natur vorkommenden freien Aminosäuren und einige Enzyme, wie  $\alpha$ -Amylase, Chitinase und mehrere Proteinase (MARTIN und MARTIN, 1970, 1971; MARTIN et al., 1973).

Mit diesen Enzymen in den Fäkalien der Ameisen, besonders mit den proteolytischen Enzymen – so dachte man zunächst – gleichen die Ameisen einen Mangel ihrer Pilze aus und ermöglichen damit, daß die Pilze in den Kulturen wachsen können. Nach den Untersuchungen von BOYD und MARTIN (1975a) finden sich aber die gleichen proteolytischen Enzyme, die in den Fäkalien der Ameisen nachgewiesen wurden, auch in den Mycelien der Pilze. Das läßt darauf schließen, daß nicht die Pilze die Enzyme von den Ameisen, sondern umgekehrt die Ameisen die in den Fäkalien nachgewiesenen Enzyme von den Pilzen beziehen. Dafür sprechen auch die Ergebnisse von BOYD und MARTIN (1975b) und von MARTIN et al. (1975), wonach das Gemisch der proteolytischen Enzyme im gesamten Verdauungstrakt der Ameisen konstant bleibt und folglich unverändert die Ameisen passiert.

Die Ameisen-Pilz-Symbiose basiert nicht darauf, daß die Ameisen ihre Pilze mit Enzymen versorgen, sondern darauf, daß die Ameisen die Enzyme der Pilze dorthin transportieren, wo sie besonders dringend gebraucht werden, dorthin also, wo an dem Pilzgarten weitergebaut wird, und die Pilzmycelien auf frisches Substrat gesetzt werden. Die Ameisen nehmen die Enzyme von den rasch wachsenden Teilen des Pilzgartens mit der Nahrung auf und düngen damit durch ihren Kot das neue Substrat, wodurch die frisch darauf gepflanzten Pilzmycelien viel leichter und rascher die für sie notwendigen Stoffe aufnehmen können und damit gleich zu Beginn verhältnismäßig rasch wachsen. Ein Teil der von den Ameisen transportierten Enzyme wird möglicherweise von ihnen zurückbehalten und damit ein Mangel an körpereigenen Enzymen ausgeglichen.

Nach GARRETT (1950; zit. nach SCHMID, 1971) gibt es hauptsächlich 5 Faktoren, die zur Konkurrenzfähigkeit eines Pilzes beitragen: 1. Ein starkes Inokulationspotential, das den Pilz befähigt, die Substratresistenz schnell zu überwinden; 2. schnelles Hyphenwachstum, was die rasche Kolonisation und Verbreitung im Substrat begünstigt; 3. starke Enzymproduktion, die eine schnelle Verwertung der Nährstoffe ermöglicht; 4. Antibiotika-Produktion zur Verminderung der Konkurrenz und 5. Toleranz gegenüber Toxinen, die durch andere Organismen produziert werden. Der Beitrag der Ameisen zum Gedeihen ihrer Pilze besteht darin, daß sie zunächst Pflanzenmaterial herbeischaffen, das Material präparieren, indem sie es von fremden Mikroorganismen reinigen und zerkleinern, es mit Nährstoffen für das Anfangswachstum des Pilzes anreichern, den Pilz einpflanzen, Enzyme von Teilen des Pilzgartens herbeischaffen, in denen sich der Pilz schon in einer raschen Wachstumsphase befindet, und schließlich darin, daß sie konkurrierende Organismen und verbrauchtes Substrat aus der Kultur entfernen. Als Gegenleistung erhalten sie von den Pilzen nicht nur Nahrung, sondern wahrscheinlich auch fehlende körpereigene Enzyme.



Mit der Zucht eines zelluloseabbauenden Pilzes haben die Blattschneiderameisen die Möglichkeit, die großen Zellulosereserven der Regenwälder als Nahrung für sich nutzbar zu machen (MARTIN und WEBER, 1969). Was die Termiten dadurch erreichen, daß sie in ihrem Körper zelluloseabbauende Mikroben als sog. Endosymbionten beherbergen, das erreichen die Blattschneiderameisen durch ihre Ectosymbionten, durch ihre Symbiose mit den zelluloseabbauenden Pilzen.

## 14 Waffen und Wehrverhalten der Ameisen

Ameisen verfügen über eine Vielzahl von Waffen und Verteidigungsmechanismen, die sie im Kampf gegen Beutetiere, im Kampf untereinander und zur Verteidigung gegenüber Räubern einsetzen. Die Vielzahl der Wehrmechanismen, die bei sozialen Insekten weit größer ist als bei anderen Tiergruppen, hängt – nach MASCHWITZ, 1975a – wahrscheinlich damit zusammen, daß soziale Insekten nicht nur sich selbst, sondern auch die übrigen Mitglieder ihrer Sozietät zu verteidigen haben. Bei den Waffen handelt es sich zum Teil um rein mechanische Waffen, z.T. um mechanische Waffen, die mit chemischen gekoppelt sind, und schließlich um rein chemische Waffen.

Zur Gruppe der rein mechanischen Waffen gehören Dornen auf dem Thorax und dem Petiolus, die weit verbreitet und besonders deutlich bei *Polyrhachis* ausgeprägt sind. Sie sind z.T. äußerst spitz und machen sich beim Anfassen der Tiere sehr unangenehm bemerkbar. Durch diese Dornen könnten die Ameisen durchaus einen Schutz erfahren und entweder seltener erbeutet oder nach dem Erbeuten wieder ausgespuckt werden. Bei einigen Arten, wie bei *Polyrhachis lamellidens*, *P. furcata*, *P. ypsilon*, *P. bihamata* und bei *P. craddocki* (Abb. 14.1), sind die Dornen, besonders die des Petiolus, zu Haken gebogen, die sich möglicherweise in der Haut der zufassenden Räuber verhaken. Das bringt zwar den betroffenen Ameisen keinen Vorteil, könnte aber die Räuber davon abhalten, weitere Tiere zu ergreifen, und damit der Kolonie und der gesamten Population nützen (**Autothysie**; s.u.). Im einzelnen aber ist die Wirkung der Dornen auf Angreifer noch nicht untersucht.

Der Stachel der Ameisen geht ursprünglich auf einen Legeapparat zurück, der bei entfernten Verwandten der Ameisen, bei den Symphyten (Pflanzenwespen), als solcher noch funktionsfähig ist. Er ist sehr kompliziert gebaut und in seinen



Abb. 14.1: Arbeiterin von *Polyrhachis craddocki* und vergrößerte Darstellung der Petiolushaken (nach BINGHAM, 1903, verändert)

Einzelheiten noch nicht voll verstanden (vgl. Zusammenf. von OESER, 1961; MASCHWITZ und KLOFT, 1971). Der ausschiebbare Stachel wird von einer Stachelscheide umschlossen. Verbunden ist er mit der Gift- und der Dufourschen Drüse, die ihr Sekret über eine Hemmplatte, die zugleich als Pumpmembran wie als Ventil dient, in kleinen Portionen abgeben (Pumpstachler). Dabei werden meist toxische Proteine in den Gegner injiziert (CAVILL und ROBERTSON, 1965).

Der Stachelapparat der Ameisen ist allerdings bei den am höchsten entwickelten Gruppen reduziert, wobei die Chitinelemente des Apparates allgemein stärker, die drüsigen Anteile sehr unterschiedlich zurückgebildet sind. Nur die Ponereinen, die Cerapachynen, die Myrmeciinen, die Pseudomyrmecinen und die Aneuretinen haben noch alle einen funktionsfähigen Stachel, während unter den Dorylinen im wesentlichen nur die südamerikanischen Ecitoninen stechen können. Alle Dolichoderinen und Formicinen können dagegen nicht mehr stechen (FOERSTER, 1912; WILSON et al. 1956; STUMPER, 1960; BLUM, 1966). Interessant ist die Stechfähigkeit von *Aneuretus*, die in der Entwicklung zwischen den nicht stechenden Dolichoderinen und den Formicinen steht. Sie zeigt damit an, daß die Stachelreduktion bei den Ameisen mehrmals unabhängig voneinander erfolgt ist. Unter den Myrmicinen sind es vor allem die Blattschneiderameisen und die Gattungen *Aphaenogaster*, *Pheidole* und *Crematogaster*, die ihre Stechfähigkeit verloren haben.

Die Frage, weshalb bei den Ameisen eine Waffe reduziert wurde, die sich offenbar bei Bienen und Wespen so gut bewährt hat, wurde von MASCHWITZ (unveröffentlicht) genauer untersucht. Die zunächst naheliegende Vermutung, die Reduktion des Stachels sei im Zusammenhang mit einer Umstellung der Ernährung von Fleisch- auf Pflanzenkost erfolgt, trifft sicher nicht zu. Es wäre sonst nicht möglich, daß der Stachel ausgerechnet bei einem großen Teil der Wanderameisen (Dorylinen) reduziert wurde, die sich nahezu ausschließlich von Beutetieren ernähren. Auch mit der Verteidigung gegenüber Räubern hat die Stachelreduktion wahrscheinlich nicht viel zu tun, denn sonst müßte man im Magen insektenfressender Wirbeltiere zahlenmäßige Unterschiede zwischen stechenden und nicht stechenden Arten finden, was sich aber nicht bestätigen ließ.

Vergleicht man aber stechende und nicht stechende Ameisen im Kampf miteinander, dann zeigt sich, daß die nicht stechenden ihren stechfähigen Gegnern eindeutig überlegen sind. Auf der glatten und sich bewegenden Oberfläche der Ameisen konnten die stechfähigen Tiere, nach den Beobachtungen von MASCHWITZ (unveröffentlicht), nur sehr schwer einstechen, und es dauerte mitunter über eine halbe Stunde, bis sie ihre Stiche an Segmentgrenzen des Gegners anbringen konnten. Auch aus den Versuchen von BHATKAR et al. (1972) geht hervor, daß die Stachel der Ameisen gegen Arthropoden keine optimal wirksamen Waffen darstellen. Mit der Unzulänglichkeit des Stachelapparates gegenüber anderen Arthropoden und vor allem auch gegenüber konkurrierenden Ameisen und einer parallel dazu verlaufenden Entwicklung neuer Kampfmethoden läßt sich die Stachelreduktion wahrscheinlich erklären.

Neue Kampfmethoden, die nicht stechenden Ameisen einen Vorteil im Kampf



mit stechenden Arten verschaffen, sind der Mandibelkampf und neue chemische Waffen. Zwischen beiden Typen neu entwickelter Waffen gibt es fließende Übergänge; sie werden z.T. auch gleichzeitig eingesetzt.

Mandibelkämpfer gibt es vor allem unter den Blattschneider-, den Wanderameisen und in der Gattung *Pheidole*, wobei in den 3 Gruppen Soldaten bzw. major-Arbeiterinnen entwickelt wurden, die in besonderem Maße durch ihre kräftigen Mandibel für den Mandibelkampf geeignet sind. Weitere Mandibelkämpfer gibt es bei einigen Sozialparasiten, wie *Harpagoxenus*, *Strongylognathus* und *Polyergus*. Bei den Blattschneiderameisen und der körnersammelnden *Pheidole* besteht der Mandibelkampf darin, daß sie rasch die Extremitäten ihrer Gegner abschneiden. *Atta* hält während dieser Prozedur auf Distanz, beißt blitzartig zu und zieht sich rasch wieder zurück. Auch von *Harpagoxenus* ist der Mandibelkampf bekannt, bei dem der Gegner seine Extremitäten einbüßt, und ebenfalls von *Camponotus*-Arbeiterinnen, die allerdings noch zusätzlich ihr Gift anwenden. Bei *Strongylognathus* und *Polyergus* sind die Mandibel zu dolchartigen Kampfwerkzeugen umgebildet, mit denen die Köpfe der Gegner durchbohrt werden.

Neue chemische Waffen wurden vor allem von den Dolichoderinen und den Formicinen entwickelt. Die Dolichoderinen *Tapinoma* und *Technomyrmex* z.B. springen im Kampf ihre Gegner an, bestreichen sie rasch mit dem Sekret ihrer Analdrüse und ziehen sich dann wieder zurück (MASCHWITZ, 1975a). Die Analdrüse wurde als Giftorgan von den Dolichoderinen neu entwickelt; das darin enthaltene Gift besteht bei *Tapinoma* aus stark riechenden aliphatischen Ketonen, bei anderen Dolichoderinen aus verschiedenen Lactonen. Die Giftwirkung der Lactone reicht an die von DDT heran und wirkt speziell auf Arthropoden; für Wirbeltiere sind Lactone und Ketone dagegen kaum giftig (CAVILL u. ROBERTSON, 1965; WEATHERSTON, 1967). Eine Vorstufe zu dieser Art chemischer Verteidigung zeigen möglicherweise *Messor*-Arbeiterinnen, deren Stachel ebenfalls reduziert ist und die ihre Gegner im Kampf mit übelriechenden Fäkalien beschmieren (MASCHWITZ, 1975a). Einen besonders interessanten Verteidigungsmechanismus benutzt die Dolichoderine *Tapinoma nigerrimum*. Das Wehrsekret besteht bei dieser Art aus den Ketonen Methylheptanon und Propyl-isobutyl-ke-ton sowie dem Dialdehyd Iridodial, die auf den Gegner gesprüht werden. Das Gemisch polymerisiert auf dem Gegner und macht ihn damit bewegungsunfähig; außerdem verhindert es das Verdunsten der giftigen Ketone (Zusammenf. von HABERMEHL, 1976).

Die chemischen Waffen der Formicinen bestehen hauptsächlich im Einsetzen von Ameisensäure, die in 55 %iger Konzentration in den als Polsterdrüsen bezeichneten Giftdrüsen produziert wird. Einige Formicinen, wie vor allem die Waldameisen, besprühen ihre Gegner aus der Distanz mit Gift. Das bringt ihnen den Vorteil, daß sie ihre Waffen anwenden können, bevor sie in die Reichweite der gegnerischen Waffen kommen. Die Ameisensäure dringt durch die Cuticula und durch das Tracheensystem in das Körperinnere gegnerischer Insekten ein und ist für sie ein wirksames Gift (OTTO, 1960; OSMAN und KLOFT, 1961). Mit der Ameisensäure geben die Formicinen auch das Sekret ihrer Dufourschen

Gifte: - aliphatische Ketone

- Lactone (ähnlich wie DDT pho giftigst)

- Ameisensäure

Sekret der Dufourschen Drüse. Paraffine (s. Alcamphor)

Drüse ab (MASCHWITZ, 1964a; REGNIER und WILSON, 1968), das vor allem aus Paraffinen besteht (CAVILL und WILLIAMS, 1967). Die Paraffine der Dufourschen Drüse dienen z. T. als Alarmsubstanzen und holen somit Hilfe aus der Umgebung herbei. Außerdem verstärken diese Paraffine noch die Giftwirkung der Ameisensäure, indem sie dazu beitragen, daß sich die Ameisensäure weit besser auf der gegnerischen Cuticula ausbreitet (REGNIER und WILSON, 1968). Daß auch die Paraffine selber für Insekten giftig sind, geht aus Versuchen von GILBY und COX (1963) hervor, die damit Küchenschaben (*Periplaneta americana*) behandelten. Es zeigte sich dabei, daß die Schaben zunächst nicht koordiniert laufen konnten und in einigen Fällen starben. – Bei einigen Ameisenarten, wie bei *Crematogaster scutellaris*, ist die Dufoursche Drüse auf Kosten der Giftdrüse so stark entwickelt, daß sie allein das Wehrsekret liefert (MASCHWITZ, 1975a).

Die neuen chemischen Waffen der Dolichoderinen und der Formicinen töten ihre Gegner nicht immer. Oft werden die Gegner nur lokal geschädigt oder gelähmt, was dafür spricht, daß diese Waffen für den Konkurrenzkampf in der eigenen Familie entwickelt wurden. Dabei kommt es nicht darauf an, den Gegner zu erbeuten, sondern nur darauf an, ihn als Konkurrenten auszuschalten.

Völlig ohne Beschädigung des Gegners verlaufen die Kämpfe zwischen Kolonien der Honigameise *Myrmecocystus mimicus*, die HÖLLDOBLER (1976b) im Südwesten der USA beobachtet hat. Benachbarte Kolonien dieser Art kommen sich zuweilen dadurch ins Gehege, daß sich die Gebiete, in denen sie ihre Nahrung suchen, überschneiden. Das führt zu territorialen Streitigkeiten, die bei dieser Art meist durch ritualisierte Kommentkämpfe ausgetragen werden. Zu diesen Kommentkämpfen, die sich über Tage hinziehen können, versammeln sich Hunderte von Ameisen aus beiden Lagern in dem umstrittenen Gebiet. Die Kämpfe selber werden immer nur von wenigen Arbeiterinnen ausgefochten, die auf gestelzten Beinen und mit erhobenem Hinterleib aufeinander zulaufen (Abb. 14.2a) und dann Seite an Seite mit noch weiter erhobenem Hinterleib nebeneinander stehen. In dieser Position versuchen sie, den Hinterleib in Richtung des Gegners abzubiegen und gleichzeitig mit ihren Fühlern auf den Hinterleib des Gegners zu trommeln (Abb. 14.2b). Das ist der einzige körperliche Kontakt zwi-



Abb. 14.2: Kommentkampf zweier Arbeiterinnen der Honigameise *Myrmecocystus mimicus*. a: Stelzenlauf zweier Arbeiterinnen, die sich zunächst Kopf an Kopf gegenüberstehen; b: Die Arbeiterinnen stehen dann Seite an Seite und trommeln mit ihren Fühlern auf den Hinterleib des Gegners (nach HÖLLDOBLER, 1976b, verändert)

schen den Kontrahenten. Nach 10–30 sec gibt gewöhnlich einer der beiden Kämpfer auf. Bei unterschiedlich großen Kolonien von *Myrmecocystus* kommt es dagegen nicht zu Kommentkämpfen. Nach kurzen und sehr heftigen Kämpfen, die meist tödlich verlaufen, wird die kleinere Kolonie überrannt und das Nest geplündert. Die Königin der kleineren Kolonie wird umgebracht, und alle Larven, Puppen und frisch geschlüpften Arbeiterinnen dieser Kolonie werden als Sklaven in das Nest des Siegers geschafft.

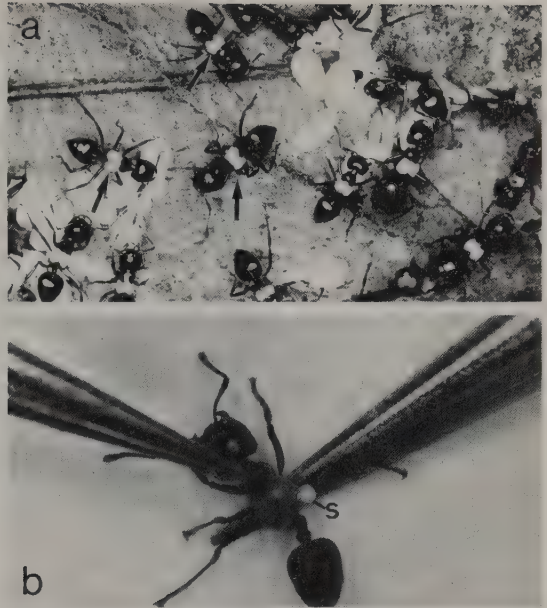
Andere Arten vermeiden lebensgefährliche Auseinandersetzungen nicht durch Kommentkämpfe, sondern dadurch, daß sie ihren Angreifern rasch Futter anbieten und sie dadurch besänftigen, wie das BHATKAR und KLOFT (1977) bei verschiedenen Feuerameisen (*Solenopsis*) und der körnersammelnden *Pogonomyrmex dentata* beobachtet haben. Ein solcher Futteraustausch über die Artgrenzen hinweg wurde auch bei *Formica*- und bei *Lasius*-Arten beobachtet und findet offenbar nur innerhalb einer Unterfamilie statt (BHATKAR, pers. Mitt.). Andere Arten vermeiden dadurch lebensgefährliche Auseinandersetzungen, daß sie sich totstellen und bewegungslos mehrere Minuten verharren, wie es SCHUMACHER und WHITFORD (1974) bei *Trachymyrmex smithi neomexicanus* beobachtet haben.

Ebenfalls unblutig verlaufen häufig territoriale Auseinandersetzungen zwischen koloniegründenden Weibchen untereinander und zwischen frisch begatteten Weibchen und den Mitgliedern etablierter Kolonien bei der Ernteameise *Pogonomyrmex*. Gerät ein junges Weibchen von *Pogonomyrmex badius* auf der Suche nach einem geeigneten Nistplatz in das Territorium einer artgleichen Kolonie, dann wird es häufig nicht umgebracht, sondern nur zur Grenze des Territoriums getragen und dort wieder laufengelassen. Diese Methode, die heranwachsende Konkurrenz im eigenen Territorium auf unblutige Weise zu entfernen, fand HÖLLDOBLER (1976a) auch bei *Pogonomyrmex rugosus* und bei *P. maricopa*. Auch eine *Pogonomyrmex barbatus*-Königin, die in die Gründungskammer einer anderen *barbatus*-Königin eindringt, wird nicht lebensgefährlich bekämpft. Die Eigentümerin der Gründungskammer läuft vielmehr heraus, faßt die fremde Königin und zieht sie etwa 3 m fort. Danach kehrt sie wieder in ihre Kammer zurück (HÖLLDOBLER, 1976a).

Außer der Gift-, der Dufourschen Drüse und der Analdrüse gibt es bei einigen Ameisenarten noch weitere Wehrdrüsen. So können die Metathorakaldrüsen, die bei fast allen Ameisenarten Antibiotica erzeugen, auch gegen Makroorganismen eingesetzt werden. Die Metathorakaldrüse von *Crematogaster inflata* z.B. ist auffallend vergrößert, und ihr Sekret von außen sichtbar. Bei gefülltem Reservoir scheint das weiße Sekret dieser Drüsen durch die Cuticula hindurch und verleiht dem Thorax der Tiere eine auffallend gelbe Färbung (Abb. 14.3a). Im Kampf – meist mit anderen Ameisen – scheiden die *inflata*-Arbeiterinnen das äußerst klebrige Sekret dieser Drüsen zu beiden Seiten des Thorax aus (Abb. 14.3b). Sobald ein Gegner mit diesem Sekret in Berührung kommt, bleibt es an ihm haften und verklebt ihm u. U. seine Beine. Außerdem löst das Sekret bei den Mitgliedern der eigenen Kolonie Alarm aus und holt Verstärkung herbei.



Abb. 14.3: Arbeiterinnen von *Crematogaster inflata* (a), deren weißliches Metathorakaldrüsensekret durch die Cuticula hindurchschimmert (Pfeile); b: Arbeiterin von *C. inflata* läßt Metathorakaldrüsensekret (S) austreten (Photos: U. MASCHWITZ)



Das Sekret dieser Drüsen, das im Kampf nicht gebraucht wurde, kann von den *inflata*-Arbeiterinnen wieder eingezogen werden. Die Fähigkeit, das Sekret der Metathorakaldrüsen aktiv auszuscheiden und wieder zurückzuziehen, kennt man bislang von keiner anderen Ameisenart (MASCHWITZ, 1974).

Eine weitere Entwicklung der Kampftechnik zeigen Ameisenarten aus der Unterfamilie der Formicinen. Sie haben zugunsten noch wirksamerer Waffen ihre Giftdrüse und damit die Produktion von Ameisensäure reduziert. Das gilt für *Polyergus rufescens*, die nur noch 1/40 der Menge an Ameisensäure produziert, verglichen mit anderen Formicinen (STUMPER, 1960), und für *Lasius fuliginosus*, die gegenüber *Lasius niger* ihre Produktion ebenfalls reduziert hat (STUMPER nach MASCHWITZ, unveröffentlicht). Während für *Polyergus* an die Stelle der Ameisensäure als chemischer Waffe ein sehr wirkungsvoller Mandibelkampf getreten ist, wird bei *Lasius fuliginosus* in den Mandibeldrüsen ein Gift produziert. Die Mandibeldrüsen sind so stark vergrößert, daß sie fast die Hälfte des Kopfinhaltes ausmachen. Neben einigen anderen Komponenten wird in dieser Drüse das stark riechende  $\beta$  (4,8-Dimethylnona-3,7-dimethyl)-furan (Dendrolasin) produziert (PAVAN, 1956; QUILICO und PAVAN, 1956; BERNARDI et al., 1967). Dieses Dendrolasin ist für den Menschen harmlos, erweist sich aber gegenüber Ameisen als starkes Gift. Das läßt vermuten, daß diese chemische Waffe nicht gegenüber räuberischen Wirbeltieren, sondern speziell für den Kampf mit der eigenen Verwandtschaft entwickelt wurde (MASCHWITZ, 1975a).

Auch bei *Camponotus saundersi*, die MASCHWITZ und MASCHWITZ (1974) in Malaysia untersuchten, sind die Mandibeldrüsen zu Kampfdrüsen umfunktionierte. Die Mandibeldrüsen dieser Art sind so stark vergrößert, daß sie durch das

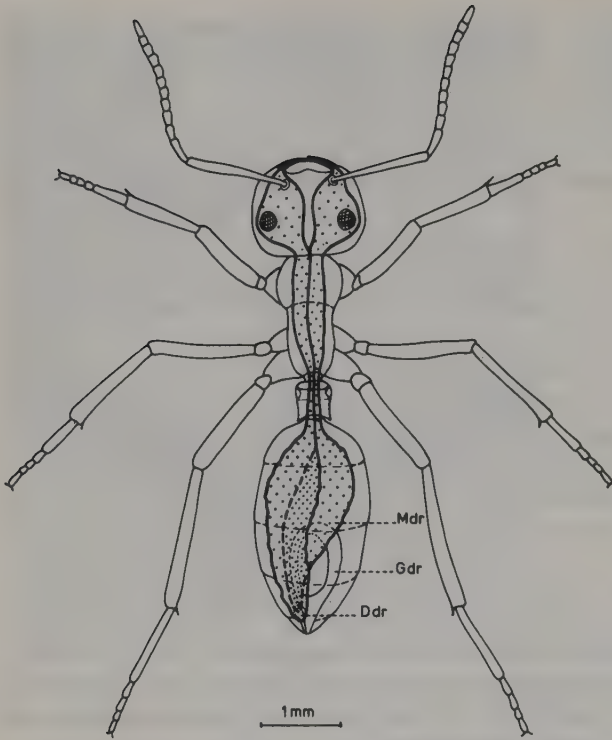


Abb. 14.4: *Camponotus* sp. nahe *C. saundersi*; schematische Darstellung der paarigen, bis zum Gasterende reichenden Mandibeldrüsen (Mdr); Gdr: Ameisensäure produzierende Giftdrüse; Ddr: Dufoursche Drüse (aus MASCHWITZ und MASCHWITZ, 1974)

gesamte Tier hindurch bis in die Spitze des Hinterleibs reichen (Abb. 14.4). Im Kampf mit anderen Ameisen setzen die *saundersi*-Arbeiterinnen ihre Waffe in selbstzerstörerischer Weise ein. Sie lassen durch Muskelkontraktion ihren Hinterleib platzen und damit das zähflüssige und klebrige Sekret der Mandibeldrüse austreten. Dieses Sekret verklebt die kämpfenden Tiere miteinander und macht den Gegner damit kampfunfähig. Der geplatzten Ameise bringt dieses Selbstopfer (**Autothysie**, MASCHWITZ und MASCHWITZ, 1974) zwar keinen Vorteil, wohl aber der Kolonie und der Population insgesamt.

Faßt man die Entwicklung der Ameisenwaffen zusammen, so wurde aus einem ursprünglichen Legeapparat eine komplizierte Waffe, der Giftstachel. Während sich die cuticularen Teile des Stachelapparates zurückbildeten, wurden aus den Drüsen, die zuvor giftige Eiweißstoffe erzeugten, z.T. wirksamere chemische Waffen, die bei den Waldameisen sogar auf größere Distanz wirksam sind und zugleich noch die Nestgenossen alarmieren. Bei den Formicinen wird in den Giftdrüsen einheitlich Ameisensäure produziert. Auch die Dufourschen Drüsen erhalten Verteidigungsfunktion, indem ihr Sekret die Giftwirkung der Ameisensäure unterstützt und außerdem Alarmverhalten auslöst. Bei *Crematogaster scutellaris* wird die Dufoursche Drüse zur alleinigen Giftdrüse. Bei *Lasius fuliginosus* und bei *Polyergus rufescens* werden auch die Ameisensäure produzierenden

Giftdrüsen reduziert. *Polyergus* hat an ihrer Stelle den Mandibelkampf perfektioniert, während bei *Lasius* (*Dendrolasius*) *fuliginosus* die Mandibeldrüse zur Verteidigungsdrüse wird und Dendrolasin produziert.

Für den Menschen sind die stechenden Ameisen meist weit unangenehmer als solche, deren Stachel reduziert ist. Die neuen Waffen, von denen die Rede war, schrecken ihn, zumindest bei den mitteleuropäischen Arten, in keiner Weise; denn der Mandibelkampf dieser Arten scheitert an der zähen Haut des Menschen, und die chemischen Waffen sind für ihn nicht giftig. Daraus wird deutlich, daß diese Waffen nicht gegen den Menschen und andere größere Wirbeltiere entwickelt wurden und daß es für Ameisen keine Universalwaffen gibt, sondern nur spezifische Waffen gegen bestimmte Feinde. Solche Ameisenarten werden auf die Dauer im Vorteil sein, denen es gelingt, sich am besten gegen ihre Hauptfeinde zu behaupten; und das sind wahrscheinlich in den meisten Fällen ihre eigenen Verwandten.

### Entwicklung der Bewaffnung

Logeapparat

→ Stachel, Drüsen erzeugen Gifte  
 - aliphatische Ketten  
 - Lactone  
 - Ameisensäure  
 (Mandibeldrüse, Giftdrüse die auch produzieren)  
 Dufour'sche Drüse untersteht Wirkung von Ant + Wisk, als Atropinphero.) 1)

→ Reduktion des Stachels, Übergang zum Mandibelkampf, z.T. Entbehrung der Mandibeldrüse (*Dendrolasin* → *Lasius*)

Tendenz zur Anpassung an den Hauptfeind im Feind (in diesem Falle *Argemone*)

Entwicklung neuer Kampftechniken, die ohne Töten auskommen z.T. ritualisiertes Verhalten, einfaches Wegtragen

1) *Metathorax* (als Drüse erzeugt auch Gifte)



# Literaturverzeichnis

- ABE, T., 1971: *Jap. J. Ecol.*, **20**, 219–230.
- ADLERZ, G., 1884: *Öfversigt af kongl. Vetensk. Akad. Förhandl.*, **8**, 43–64.
- ADLERZ, G., 1886: *Bihang Svensk. Vetensk. Akad. Handl.*, **11**, 1–320.
- ADLERZ, G., 1896: *Bihang Svensk. Vetensk. Akad. Handl.*, **21**, 1–76.
- AKRE, R. D., R. L. TORGERSON, 1969: *Pan-Pacific Entomol.*, **45**, 269–281.
- ALEXANDER, R. D., 1974: *Am. Rev. Ecol. Syst.*, **5**, 325–383.
- ALPATOR, W. W., Z. G. PALENITSCHKO, 1925: *Rev. Zool. Russe.*, **5**, 109–116.
- ALPERT, G. D., R. D. AKRE, 1973: *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **66**, 753–760.
- ANDRASZALVY, A., 1961: *Ins. soc.*, **8**, 299–310.
- ARNOLD, G., 1914: *Proc. Rhod. Sci. Assoc.*, **13**, 25–32.
- ARNOLD, G., 1915: *Ann. South Afric. Mus.*, **14**, 1–766.
- ARNOLD, K. V., 1928: *Zool. Anz.*, **89**, 299–310.
- ARNOLD, K. V., 1930: *Zool. Anz.*, **91**, 267–283.
- ARNOLD, K. V., 1932: *Z. Morph. Ökol. Tiere*, **24**, 319–326.
- AUCLAIR, J. L., 1963: *Ann. Rev. Entomol.*, **8**, 439–490.
- AUTRUM, H., 1936: *Z. vergl. Physiol.*, **23**, 332–373.
- AUTRUM, H., W. SCHNEIDER, 1948: *Z. vergl. Physiol.*, **31**, 77–88.
- AYRE, G. L., M. S. BLUM, 1971: *Physiol. Zool.*, **44**, 77–83.
- BARBIER, M., E. LEDERER, 1960: *C. R. Acad. Sc. Paris*, **25**, 4467–4469.
- BARLIN, M. R., M. S. BLUM, J. M. BRAND, 1976: *J. Ins. Physiol.*, **22**, 839–844.
- BARONI-URBANI, C., 1969: *Boll. Soc. Entomol. Ital.*, 99–101, 132–168.
- BAZIRE-BENAZET, M., 1957: *C. R. Acad. Sc. Paris*, **244**, 1277–1280.
- BELT, T., 1928: *The naturalist in Nicaragua*. London: Dent.
- BENOIS, A., 1972 a: *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **4**, 325–351.
- BENOIS, A., 1972 b: *Ins. soc.*, **19**, 111–129.
- BENZING, D. H., 1970: *Bull. Torrey Bot. Club*, **97**, 109–115.
- BERGSTRÖM, G., J. LÖFQVIST, 1968: *J. Ins. Physiol.*, **14**, 995–1011.
- BERGSTRÖM, G., J. LÖFQVIST, 1970: *J. Ins. Physiol.*, **16**, 2353–2375.
- BERGSTRÖM, G., J. LÖFQVIST, 1973: *J. Ins. Physiol.*, **19**, 877–907.
- BERNARD, F., 1968: *Les fourmis (Hymenoptera, Formicidae) d'Europe occidentale et septentrionale. Faune de l'Europe et du Bassin Méditerrané*, Paris: Masson et Cie.
- BERNARDI, C. D., D. CARDANI, D. GHIRINGHELLI, A. SELVA, A. BAGGINI, M. PAVAN, 1967: *Tetrahedron Letters*, **40**, 3893–3896.
- BERNSTEIN, R. A., 1974: *The Am. Natural.*, **108**, 490–498.
- BETHE, J. D., 1898: *Pflügers Arch. ges. Physiol.*, **70**, 15–100.
- BETHE, A., 1932: *Naturw.*, **20**, 177–181.
- BEQUAERT, J., 1922: *Bull. Mus. Nat. Hist.*, **45**, 333–583.
- BHATKAR, A. P., W. J. KLOFT, 1977: *Nature*, **265**, 140–142.
- BHATKAR, A., W. H. WHITCOMB, 1970: *The Florida Entomol.*, **53**, 229–232.
- BHATKAR, A., W. H. WHITCOMB, W. F. BUREN, P. CALLAHAN, T. CARLYSLE, 1972: *Environm. Entomol.*, **1**, 274–279.
- BIER, K., 1954 a: *Ins. soc.*, **1**, 7–19.
- BIER, K., 1954 b: *Biol. Zbl.*, **73**, 170–190.
- BIER, K., 1956: *Ins. soc.*, **3**, 177–184.
- BIER, K., 1958: *Erg. Biol.*, **20**, 97–126.
- BINGHAM, C. T., 1903: *The fauna of British India, including Ceylon and Burma. Hymenoptera, Vol. II.*, London: Taylor & Francis.
- BISCHOFF, H., 1927: *Biologie der Hymenopteren*. Berlin: Springer.
- BLUM, M. S., 1966: *Proc. R. Entomol. Soc. London*, **41**, 155–160.
- BLUM, M. S., 1969: *Ann. Rev. Entomol.*, **14**, 57–80.
- BLUM, M. S., 1970: 61–94. In: BEROZA, ed., *Chemicals controlling insect behavior*. New York: Acad. Press.
- BLUM, M. S., J. B. BYRD, J. R. TRAVIS, J. F. WATKINS, F. G. GEHLBACH, 1971: *Comp. Biochem. Physiol.*, **38 B**, 103–107.
- BLUM, M. S., E. M. CREWE, J. M. PASTEELS, 1971: *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **64**, 975–976.
- BLUM, M. S., S. L. WARTER, 1966: *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **59**, 774–779.

- BLUM, M. S., E. O. WILSON, 1964: *Psyche*, **71**, 28–31.
- BOCH, R., D. A. SHEARER, 1965: *Nature*, **206**, 530.
- BOCH, R., D. A. SHEARER, 1967: *Z. vergl. Physiol.*, **54**, 1–11.
- BOCH, R., D. A. SHEARER, B. C. STONE, 1962: *Nature*, **195**, 1018–1020.
- BORGMEIER, T., 1937: *Rev. Entomol.*, **7**, 129–134.
- BORGMEIER, T., 1955: *Stud. Entomol.*, **3**, 1–716.
- BOSSERT, W. H., E. O. WILSON, 1963: *J. theor. Biol.*, **5**, 443–469.
- BOYD, N. D., M. M. MARTINI, 1975 a: *J. Ins. Physiol.*, **21**, 1815–1820.
- BOYD, N. D., M. M. MARTINI, 1975 b: *Ins. Biochem.*, **5**, 619–635.
- BRADSHAW, J. W. S., R. BAKER, P. E. HOWSE, 1975: *Nature*, **258**, 230–231.
- BRANDER, J., 1959: *Die chemische Untersuchung einiger Gespinste von Spinnen und Ameisen*. Diss. Nat. Fak. Würzburg.
- BRIAN, M. V., 1954: *Ins. soc.*, **1**, 101–122.
- BRIAN, M. V., 1955 a: *J. Anim. Ecol.*, **24**, 336–351.
- BRIAN, M. V., 1955 b: *Ins. soc.*, **2**, 1–25.
- BRIAN, M. V., 1956 a: *Ins. soc.*, **3**, 369–394.
- BRIAN, M. V., 1956 b: *J. Anim. Ecol.*, **25**, 319–337.
- BRIAN, M. V., 1956 c: *J. Anim. Ecol.*, **25**, 339–347.
- BRIAN, M. V., 1957: *Ann. Rev. Entomol.*, **2**, 107–120.
- BRIAN, M. V., 1963: *Ins. soc.*, **10**, 91–102.
- BRIAN, M. V., 1965 a: *Social insect populations*. New York: Academic Press.
- BRIAN, M. V., 1965 b: *Symp. Zool. Soc. London*, **14**, 13–38.
- BRIAN, M. V., 1973 a: *Ins. soc.*, **20**, 87–102.
- BRIAN, M. V., 1973 b: *J. Anim. Ecol.*, **42**, 37–53.
- BRIAN, M. V., 1973 c: *Physiol. Zool.*, **46**, 245–252.
- BRIAN, M. V., 1974 a: *J. Ins. Physiol.*, **20**, 1351–1365.
- BRIAN, M. V., 1974 b: L. In: *Sozialpolymorphismus bei Insekten. Probleme der Kastenbildung im Tierreich*, hrsg. G. H. Schmidt. Stuttgart: Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft.
- BRIAN, M. V., 1975: *Anim. Behav.*, **23**, 745–756.
- BRIAN, M. V., M. S. BLUM, 1969: *J. Ins. Physiol.*, **15**, 2213–2223.
- BRIAN, M. V., A. D. BRIAN, 1955: *Evolut.*, **9**, 280–290.
- BRIAN, M. V., C. A. H. CARR, 1960: *J. Ins. Physiol.*, **5**, 81–94.
- BRIAN, M. V., B. M. DOWNING, 1958: *Proc. Xth Int. Congr. Entomol. Montreal*, **2**, 539–540.
- BRIAN, M. V., J. HIBBLE, 1963: *J. Ins. Physiol.*, **9**, 25–34.
- BRIAN, M. V., A. F. KELLY, 1967: *Ins. soc.*, **14**, 13–24.
- BROWER, H., 1966: *Am. Midl. Natural.*, **75**, 530–534.
- BROWN, W. L., 1954: *Ins. soc.*, **1**, 21–31.
- BROWN, W. L., 1955: *Ins. soc.*, **2**, 181–186.
- BROWN, W. L., 1960: *Psyche*, **66**, 25–27.
- BROWN, W. L., 1967: *Psyche*, **74**, 331–339.
- BROWN, W. L., 1968: *Am. Nat.*, **102**, 188–191.
- BROWN, W. L., T. EISNER, R. H. WHITTAKER, 1970: *Bio Science*, **20**, 21–22.
- BROWN, W. L., W. L. NUTTING, 1950: *Trans. Am. Soc.*, **75**, 113–132.
- BROWN, W. L., E. O. WILSON, 1959: *Quart. Rev. Biol.*, **34**, 278–294.
- BRUN, R., 1910: *Biol. Cbl.*, **30**, 529–545.
- BRUN, R., 1913: *Biol. Cbl.*, **33**, 17–29.
- BRUN, R., 1914: *Die Raumorientierung der Ameisen und das Orientierungsproblem im allgemeinen*. Jena: G. Fischer.
- BRUN, R., 1952: *Mitt. Schweiz. Entomol. Ges.*, **25**, 73–86.
- BÜCKMANN, D., 1962: *Naturw.*, **49**, 28–33.
- BÜNZLI, G. H., 1935: *Mitt. Schweiz. Entomol. Ges.*, **16**, 453–593.
- BÜTTNER, K., 1974 a: *Waldhyg.*, **10**, 129–140.
- BÜTTNER, K., 1974 b: *Waldhyg.*, **10**, 161–182.
- BURGETT, D. M., R. G. YOUNG, 1974: *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **67**, 743–744.
- BUSCHINGER, A., 1965: *Ins. soc.*, **12**, 327–334.
- BUSCHINGER, A., 1966 a: *Ins. soc.*, **13**, 5–16.
- BUSCHINGER, A., 1966 b: *Ins. soc.*, **13**, 311–322.
- BUSCHINGER, A., 1966 c: *Ins. soc.*, **13**, 165–172.
- BUSCHINGER, A., 1967: *Verbreitung und Auswirkungen von Mono- und Polygynie bei Arten der Gattung Leptothorax Mayr (Hymenoptera, Formicidae)*. Diss. Univ. Würzburg.

- BUSCHINGER, A., 1968 a: *Ins. soc.*, **15**, 89–104.
- BUSCHINGER, A., 1968 b: *Experient.*, **24**, 297.
- BUSCHINGER, A., 1968 c: *Ins. soc.*, **15**, 217–225.
- BUSCHINGER, A., 1968 d: *Bayer. Tierw.*, **1**, 115–128.
- BUSCHINGER, A., 1970: *Biol. Zbl.*, **89**, 273–299.
- BUSCHINGER, A., 1971 a: *Zool. Anz.*, **186**, 242–248.
- BUSCHINGER, A., 1971 b: *Zool. Anz.*, **187**, 184–191.
- BUSCHINGER, A., 1971 c: *Zool. Anz.*, **186**, 47–59.
- BUSCHINGER, A., 1971 d: *Bonn. Zool. Beitr.*, **22**, 321–331.
- BUSCHINGER, A., 1972 a: *Naturw.*, **59**, 313–314.
- BUSCHINGER, A., 1972 b: *Zool. Anz.*, **189**, 169–179.
- BUSCHINGER, A., 1973 a: *Zool. Anz.*, **190**, 63–66.
- BUSCHINGER, A., 1973 b: *Proc. VII. Congr. IUSSI, London*, 50–55.
- BUSCHINGER, A., 1974: *Ins. soc.*, **21**, 133–144.
- BUSCHINGER, A., 1975: *Naturw.*, **62**, 239.
- BUSCHINGER, A., 1976 a: *Ins. soc.*, **23**, 205–214.
- BUSCHINGER, A., 1976 b: *Ins. soc.*, **23**, 215–226.
- BUSCHINGER, A., W. KLOFT, 1969: *Anz. Schädlingssk. Pflanzensch.*, **42**, 49–53.
- BUSCHINGER, A., W. KLOFT, 1973: *Forschungsb. L. Nordrh.-Westf.*, Nr. 2306, Opladen: Westdeutscher Verlag.
- BUSCHINGER, A., M. PETERSEN, 1971: *Anz. Schädlingssk. Pflanzensch.*, **44**, 103–106.
- BUSCHINGER, A., U. WINTER, 1975: *Ins. soc.*, **22**, 333–362.
- BUSCHINGER, A., U. WINTER, im Druck: *Ins. soc.*
- BUTLER, C. G., J. SIMPSON, 1958: *Proc. Roy. Entomol. Soc. London (A)*, **33**, 120–122.
- BUTLER, C. G., R. K. CALLOW, J. R. CHAPMAN, 1964: *Nature*, **201**, 733.
- BUTTEL-REEPEN, H. v., 1900: *Biol. Cbl.*, **20**, 1–82.
- CADWELL, L. L., 1973: *Am. Midl. Nat.*, **89**, 446–448.
- CAGNIANT, H., 1970: *Ins. soc.*, **17**, 39–48.
- CAGNIANT, H., 1973: *C. R. Acad. Sc. Paris, Ser. D.*, **277**, 2197–2198.
- CALLOW, P. K., J. R. CHAPMAN, P. N. PATON, 1964: *J. Apicult. Res.*, **3**, 77–89.
- CALLOW, R. K., N. C. JOHNSTON, 1960: *Bee World*, **41**, 152–153.
- CAMMAERTS-TRICOT, M.-C., 1973: *J. Ins. Physiol.*, **19**, 1299–1315.
- CAMMAERTS-TRICOT, M.-C., 1974 a: *J. comp. Physiol.*, **88**, 373–382.
- CAMMAERTS-TRICOT, M.-C., 1974 b: *Behav.*, **50**, 111–112.
- CAMMAERTS-TRICOT, M.-C., 1974 c: *Ins. soc.*, **21**, 235–248.
- CAMMAERTS-TRICOT, M.-C., J.-C. VERHAEGHE, 1974: *Ins. soc.*, **21**, 275–282.
- CARR, C. A. H., 1962: *Ins. soc.*, **9**, 197–211.
- CARTHY, J. D., 1951 a: *Behav.*, **3**, 275–303.
- CARTHY, J. D., 1951 b: *Behav.*, **3**, 304–318.
- CASEVITZ-WEULERSSE, 1972: *Bull. Soc. Entomol. France*, **77**, 12–19.
- CASNATI, R. A., E. RICCA, M. PAVAN, 1967: *Chim. Ind. (Milano)*, **49**, 57–61.
- CAVILL, W. K., P. L. ROBERTSON, 1965: *Science*, **149**, 1337–1345.
- CAVILL, G. W. K., P. J. WILLIAMS, 1967: *J. Ins. Physiol.*, **13**, 1097–1103.
- CHAUVIN, R., 1952: *Behav.*, **4**, 190–201.
- CHERRETT, J. M., 1972: *J. Anim. Ecol.*, **41**, 647–660.
- CLARK, J., 1934: *Mém. Nat. Mus. Melbourne*, **8**, 5–20.
- CLARK, J., 1951: *The Formicidae of Australia. Volume I. Subfamily Myrmecinae*. Melbourne: Commonwealth Scientific and Industr. Res. Org.
- CLARK, W. H., P. L. COMANOR, 1973: *Am. Midl. Natural.*, **90**, 467–474.
- CLOUDSLEY-THOMPSON, J. L., J. H. P. SANKEY, 1958: *Entomol. Month. Mag.*, **94**, 43–47.
- COHIC, F., 1948: *Rev. Franc. Entomol.*, **14**, 229–276.
- COLLART, A., 1925: *Bull. Zool. Cong.*, **2**, 26–28.
- COLLINGWOOD, C. A., 1956: *Entomol. Month. Mag.*, **92**, 197.
- COLLINGWOOD, C. A., 1958: *Proc. Roy. Entomol. Soc. London (A)*, **33**, 65–75.
- COLOMBEL, P., 1970 a: *Ins. soc.*, **17**, 183–198.
- COLOMBEL, P., 1970 b: *Ins. soc.*, **17**, 199–204.
- COLOMBEL, P., 1971 a: *C. R. Acad. Sc. Paris*, **272**, 970–972.
- COLOMBEL, P., 1971 b: *C. R. Acad. Sc. Paris*, **272**, 2710–2712.



- COLOMBEL, P., 1971 c: *Ann. Fac. Sc. Yaoundé*, **6**, 53–71.
- COLOMBEL, P., 1971 d: *Ins. soc.*, **18**, 183–198.
- COLOMBEL, P., 1972 a: *Ins. soc.*, **19**, 171–194.
- COLOMBEL, P., 1972 b: *Biol. Gabon. (Périageux)*, **8**, 345–367.
- COLOMBEL, P., 1972 c: *Biol. Gabon. (Périageux)*, **8**, 369–381.
- CORNETZ, V., 1913: *Les explorations et les voyages des fourmis*. Paris: Flammarion.
- CRAWLEY, W. C., 1909: *Entomol. Month. Mag.*, **20**, 94–99.
- CRAWLEY, W. C., 1911: *Trans. Entomol. Soc. London*, 657–663.
- CRAWLEY, W. C., H. DONISTHORPE, 1912: *Trans. II. Entomol. Congr.*, 86–73.
- CREIGHTON, W. S., 1929: *Psyche*, **36**, 48–50.
- CREIGHTON, W. S., 1950: *Bull. Mus. Comp. Zool.*, **104**, 1–585.
- CREIGHTON, W. S., 1963: *Psyche*, **70**, 133–143.
- CREIGHTON, W. S., M. P. CREIGHTON, 1959: *Psyche*, **66**, 1–2.
- CREIGHTON, W. S., R. E. GREGG, 1954: *Psyche*, **61**, 41–57.
- CREWE, R. M., M. S. BLUM, 1970: *Z. vergl. Physiol.*, **70**, 363–373.
- CROZIER, R. H., 1970: *Can. J. Gen. Cytol.*, **12**, 109–128.
- DE BACH, P., 1951: *J. Econ. Entomol.*, **44**, 443–447.
- DEJEAN, A., L. PASSERA, 1974: *Ins. soc.*, **21**, 343–356.
- DELAGE, B., 1962: *Ins. soc.*, **9**, 137–143.
- DELAGE-DARCHEN, B., 1972 a: *Ins. soc.*, **19**, 213–226.
- DELAGE-DARCHEN, B., 1972 b: *Ins. soc.*, **19**, 259–278.
- DELAGE-DARCHEN, B., 1974: *Ins. soc.*, **21**, 13–34.
- DÉLYE, G., 1957: *Ins. soc.*, **4**, 77–82.
- DÉLYE, G., 1971: *Ins. soc.*, **18**, 15–20.
- DÉLYE, G., 1974: *Ins. soc.*, **21**, 369–380.
- DOBZANSKA, J., 1959: *Acta Biol. Exp.*, **19**, 57–81.
- DOBZANSKA, J., 1966: *Acta Biol. Exp.*, **26**, 193–213.
- DOBZANSKA, J., 1973: *Acta Neurobiol. Exp.*, **33**, 597–622.
- DOBZANSKA, J., J. DOBZANSKI, 1960: *Ins. soc.*, **7**, 1–8.
- DOBZANSKI, J., 1961: *Acta Biol. Exp.*, **21**, 53–73.
- DOBZANSKI, J., 1965: *Acta Biol. Exp.*, **25**, 59–71.
- DOBZANSKI, J., 1966: *Acta Biol. Exp.*, **26**, 71–78.
- DOFLEIN, F., 1905: *Biol. Cbl.*, **25**, 497–507.
- DONISTHORPE, H., 1927: *British ants*. London: Routledge.
- DOUGLAS, A., W. L. BROWN, 1959: *Ins. soc.*, **6**, 13–19.
- DOWNHOWER, J. F., 1975: *Biotropica*, **7**, 59–62.
- DUELLI, P., 1974: *Polarisationsmusterorientierung der Wüstenameise Cataglyphis bicolor (Formicidae, Hymenoptera)*. Diss. Univ. Zürich.
- DUELLI, P., 1975: *J. comp. Physiol.*, **102**, 43–56.
- DUELLI, P., R. WEHNER, 1973: *J. comp. Physiol.*, **86**, 37–53.
- DUMPERT, K., 1972 a: *Z. vergl. Physiol.*, **76**, 403–425.
- DUMPERT, K., 1972 b: *Z. Morph. Tiere*, **73**, 95–116.
- DUVIARD, D., P. SEGEREN, 1974: *Ins. soc.*, **21**, 191–212.
- EHRHARDT, H. J., 1962: *Naturw.*, **49**, 524–525.
- EHRHARDT, H. J., 1970: *Die Bedeutung von Königinnen mit steter arrhenotoker Parthenogenese für die Männchenerzeugung in den Staaten von Formica polyctena Foerster (Hym., Form.)*. Diss. Univ. Würzburg.
- EHRHARDT, S., 1931: *Z. Morph. Ökol. Tiere*, **20**, 755–812.
- EIBL-EIBESFELDT, I., und E., 1967: *Z. Tierpsych.*, **24**, 278–281.
- EIDMANN, H., 1926: *Z. vergl. Physiol.*, **3**, 776–826.
- EIDMANN, H., 1927: *Biol. Zbl.*, **47**, 537–556.
- EIDMANN, H., 1928 a: *Z. vergl. Physiol.*, **7**, 39–55.
- EIDMANN, H., 1928 b: *Z. angew. Entomol.*, **14**, 229–253.
- EIDMANN, H., 1929 a: *Z. Forsch. Fortschr.*, **5**, 41–42.
- EIDMANN, H., 1929 b: *Zool. Anz.*, **82**, 99–114.
- EIDMANN, H., 1931: *Biol. Zbl.*, **51**, 657–677.
- EIDMANN, H., 1932: *Z. Morph. Ökol. Tiere*, **25**, 154–183.
- EIDMANN, H., 1943: *Z. Morph. Ökol. Tiere*, **39**, 217–275.

- EISNER, T., 1957: *Bull. Mus. Comp. Zool.*, **116**, 439–490.
- EISNER, T., W. L. BROWN, 1967: *Proc. 10. Int. Congr. Entomol.*, **2**, 503–508.
- EISNER, T., E. v. TASSEL, J. E. CARREL, 1967: *Science*, **158**, 1471–1473.
- EISNER, T., E. O. WILSON, 1952: *Psyche*, **59**, 47–60.
- EISNER, T., E. O. WILSON, 1958: *Proc. 10. Intern. Congr. Entomol.*, **2**, 509–513.
- ELMES, G. W., 1973 a: *J. Anim. Ecol.*, **42**, 761–771.
- ELMES, G. W., 1973 b: *The Entomol.*, **106**, 133–136.
- ELMES, G. W., 1974: *Oecologia*, **15**, 337–343.
- ELMES, G. W., 1976: *Ins. soc.*, **23**, 3–22.
- ELTON, C., 1932: *J. Anim. Ecol.*, **1**, 69–76.
- EL-ZIADY, S., J. S. KENNEDY, 1956: *Proc. Roy. Entomol. Soc. London (A)*, **31**, 61–65.
- EMERY, C., 1896: *C. R. Séances Trois. Congr. Int. Zool., Leyden, 1895*, 395–410.
- EMERY, C., 1910–1925: *Formicidae: Dorylinae, Ponerinae, Dolichoderinae, Formicinae*. In: P. WYTSMAN, *Genera Insectorum*, fasc. **102** (1910), fasc. **118** (1911), fasc. **137** (1912), fasc. **174** (1921–1922), fasc. **183** (1925). Brussels: V. Verteneuil et L. Desmet.
- EMMERT, W., 1969: *Roux' Arch.*, **162**, 97–113.
- ENGELHARDT, W., 1970: *Zool. Anz.*, **185**, 317–334.
- ESCHERICH, K., 1917: *Die Ameise*. Braunschweig: F. Vieweg u. Sohn.
- EVANS, H. E., M. J. W. EBERHARD, 1970: *The Wasps*. Ann Arbor: Univ. Michigan-Press.
- EVANS, W. C., D. LESTON, 1971: *Bull. Entomol. Res.*, **61**, 357–362.
- FABER, W., 1967: *Pflanzensch.-Ber.*, **36**, 73–107.
- FABER, W., 1969: *Pflanzensch.-Ber.*, **39**, 39–100.
- FALKE, J., 1968: *Substanzen aus der Mandibeldrüse der Männchen von Camponotus herculeanus*. Diss. Univ. Heidelberg.
- FELLERS, J. H., G. M. FELLERS, 1976: *Science*, **192**, 70–72.
- FIELDE, A. M., 1901: *Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia*, **53**, 521–544.
- FIELDE, A. M., 1903: *Biol. Bull., Marine Biol. Lab., Woods Hole*, **5**, 320–325.
- FLETCHER, D. J. C., J. M. BRAND, 1968: *J. Ins. Physiol.*, **14**, 783–788.
- FOERSTER, E., 1912: *Zool. Jhb. Anat. Ontog.*, **34**, 347–380.
- FOREL, A., 1869: *Mitt. Schweiz. Entomol. Ges.*, **3**.
- FOREL, A., 1874: *Les fourmis de la Suisse*. Zürich: Société Helvétique des Sciences Naturelles. Revidierte und korrigierte Fassung, Imprimerie Coopérative, La Chaux-de-fonds (1920).
- FOREL, A., 1898: *Bull. Soc. Vaudoise Sci. Nat.*, **34**, 380–384.
- FOREL, A., 1901: *Ann. Soc. Entomol. Belg.*, **45**, 389–398.
- FOREL, A., 1902: *J. Psychol. Neurol.*, **1**, 99–110.
- FOREL, A., 1905: *Biol. Cbl.*, **25**, 170–181.
- FOREL, A., 1921–1923: *Le monde social des fourmis du globe comparée à ce lui de l'homme*. Geneva: Librairie Kundig, 5 Bde.
- FRANCOEUR, A., 1968: *H. F. Nat. Cand.*, **95**, 727–730.
- FREE, J. B., J. SIMPSON, 1968: *Z. vergl. Physiol.*, **61**, 361–365.
- FREELAND, J., 1958: *Myrmecia. Austr. J. Zool.*, **6**, 1–18.
- FRISCH, K. v., 1950: *Experientia*, **6**, 210–221.
- FRISCH, K. v., 1965: *Tanzsprache und Orientierung der Bienen*. Berlin–Heidelberg–New York: Springer.
- FRISCH, K. v., 1974: *Tiere als Baumeister*. Frankfurt/M.–Berlin–Wien: Ullstein.
- GALLÉ, L., 1973: *Acta Biol. Szeged*, **19**, 139–142.
- GASPAR, C., 1967: *Ins. soc.*, **14**, 183–190.
- GEHLBACH, F. R., J. F. WATKINS, H. W. RENO, 1968: *Bioscience*, **18**, 784–785.
- GHIGI, A., 1951: *La vita degli animali*. Turin: Chione tip. – ed. Tornise.
- GILBY, A. R., M. E. COX, 1963: *J. Ins. Physiol.*, **9**, 671–681.
- GLANCEY, B. M., C. E. CRAIG, P. M. BISHOP, B. B. MARTIN, 1970: *Nature, London*, **226**, 863–864.
- GÖRNER, P., 1973: *Fortschr. Zool.*, **21**, 20–45.
- GÖSSWALD, K., 1930: *Z. wiss. Zool.*, **136**, 464–484.
- GÖSSWALD, K., 1933: *Z. wiss. Zool.*, **144**, 262–288.
- GÖSSWALD, K., 1934: *Forsch. Fortschr.*, **279–280**.
- GÖSSWALD, K., 1938: *Z. wiss. Zool.*, **151**, 101–148.

- GÖSSWALD, K., 1951: *Die Rote Waldameise im Dienst der Waldhygiene*. Lüneburg: Metta Kinau.
- GÖSSWALD, K., 1953: *Mitt. Schweiz. Entomol. Ges.*, **26**, 81–128.
- GÖSSWALD, K., 1954: *Unsere Ameisen*. Stuttgart: Kosmos.
- GÖSSWALD, K., K. BIER, 1953 a: *Naturw.*, **40**, 38–39.
- GÖSSWALD, K., K. BIER, 1953 b: *Zool. Anz.*, **151**, 126–134.
- GÖSSWALD, K., K. BIER, 1954 a: *Ins. soc.*, **1**, 229–246.
- GÖSSWALD, K., K. BIER, 1954 b: *Ins. soc.*, **1**, 305–318.
- GÖSSWALD, K., W. KLOFT, 1956: *Waldhygiene*, **1**, 200–202.
- GÖSSWALD, K., W. KLOFT, 1958: *Proc. 10. Intern. Congr. Entomol.*, London, **2**, 543.
- GÖSSWALD, K., W. KLOFT, 1960 a: *Zool. Beitr. N. F.*, **5**, 519–556.
- GÖSSWALD, K., W. KLOFT, 1960 b: *Entomophaga*, **5**, 33–41.
- GÖSSWALD, K., W. KLOFT, 1963: *Symp. Biol. Ital.*, Pavia, **12**, 9–14.
- GÖSSWALD, K., G. H. SCHMIDT, 1960: *Ins. soc.*, **7**, 297–321.
- GOETSCH, W., 1930: *Z. Morph. Ökol. Tiere*, **16**, 371–452.
- GOETSCH, W., 1934: *Z. Morph. Ökol. Tiere*, **28**, 319–401.
- GOETSCH, W., 1937: *Naturw.*, **25**, 803–808.
- GOETSCH, W., 1940: *Vergleichende Biologie der Insektenstaaten*. Leipzig: Akademische Verlagsgesellsch. Becker und Erler.
- GOETSCH, W., 1953: *Die Staaten der Ameisen*. Berlin–Heidelberg–New York: Springer.
- GOETSCH, W., B. KÄTHNER, 1938: *Z. Morph. Ökol. Tiere*, **33**, 201–260.
- GOTWALD, W. H., 1969: *Memoir*, **408**, 1–150.
- GOTWALD, W. H., 1970: *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **63**, 950–952.
- GOTWALD, W. H., 1972: *Psyche*, **79**, 348–356.
- GOTWALD, W. H., 1974 a: *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **67**, 877–886.
- GOTWALD, W. H., 1974 b: *Bull. l'I. F. A. N.*, **36**, 705–713.
- GOTWALD, W. H., J. LEVIEUX, 1972: *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **65**, 383–396.
- GOULD, W., 1747: *An account of English ants*. London: A. Millar.
- GOUNELLE, E., 1900: *Bull. Soc. Entomol. France*, 168–169.
- GRAY, B., 1971 a: *Ins. soc.*, **18**, 71–80.
- GRAY, B., 1971 b: *Ins. soc.*, **18**, 81–94.
- GRAY, B., 1974: *Ins. soc.*, **21**, 107–120.
- GREEN, E. E., 1896: *Trans. Entomol. Soc. London*, 9–10.
- GREGG, R. E., 1942: *Ecology*, **23**, 295–308.
- GREGG, E. E., 1972: *Can. Entomol.*, **104**, 1073–1091.
- HABERMEHL, G., 1976: *Gift-Tiere und ihre Waffen*. Berlin–Heidelberg–New York: Springer.
- HAMILTON, W. D., 1964: *J. Biol.*, **7**, 1–52.
- HANGARTNER, W., 1967: *Z. vergl. Physiol.*, **57**, 103–136.
- HANGARTNER, W., 1969 a: *Ins. soc.*, **16**, 55–60.
- HANGARTNER, W., 1969 b: *J. Ins. Physiol.*, **15**, 1–4.
- HANGARTNER, W., 1969 c: *Z. vergl. Physiol.*, **62**, 111–120.
- HANGARTNER, W., 1970: *Experient.*, **26**, 664–665.
- HANGARTNER, W., S. BERNSTEIN, 1964: *Experient.*, **20**, 392–393.
- HANGARTNER, W., J. M. REICHSON, E. O. WILSON, 1970: *Anim. Behav.*, **18**, 331–334.
- HASKINS, C. P., 1970: In: L. R. ARONSON, E. TOBACH, D. S. LEHRMAN and J. S. ROSENBLATT eds., *Development and revolution of behavior*. 355–388. San Francisco: Freeman and Comp.
- HASKINS, S. P., E. V. ENZMANN, 1945: *J. New York Entomol. Soc.*, **53**, 263–277.
- HASKINS, C. P., E. F. HASKINS, 1950: *Psyche*, **57**, 1–9.
- HASKINS, C. P., E. F. HASKINS, 1951: *Am. Midl. Natural.*, **45**, 432–445.
- HASKINS, C. P., E. F. HASKINS, 1955: *Ins. soc.*, **2**, 115–126.
- HASKINS, C. P., E. F. HASKINS, 1964: *Ins. soc.*, **11**, 267–282.
- HASKINS, C. P., E. F. HASKINS, 1974: *Psyche*, **81**, 258–267.
- HASKINS, C. P., R. M. WHELDEN, 1954: *Ins. soc.*, **1**, 33–37.
- HASKINS, C. P., R. M. WHELDEN, 1965: *Psyche*, **72**, 87–112.
- HAUSCHTECK, E., 1965: *Experient.*, **21**, 323–325.
- HEMMINGSEN, A. M., 1973: *Vidensk. Meddr. dansk. naturh. Foren*, **136**, 49–56.
- HENNIG, W., 1969: *Stammesgeschichte der Insekten*. Frankfurt/M.: W. Kramer.



- HERMANN, R. H., M. S. BLUM, 1967: *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **60**, 661–668.
- HERMANN, H. R., 1968: *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **61**, 1315–1317.
- HERTER, K., 1923: *Biol. Zbl.*, **43**, 282–285.
- HERTER, K., 1924: *Z. vergl. Physiol.*, **1**, 221–288.
- HERTER, K., 1925: *Z. vergl. Physiol.*, **2**, 226–232.
- HERZIG, J., 1938: *Z. angew. Entomol.*, **24**, 367–435.
- HEYDE, K., 1924: *Biol. Zbl.*, **44**, 623–654.
- HINGSTON, R. W. G., 1927: *Proc. Roy. Entomol. Soc. London*, **2**, 90–94.
- HINGSTON, R. W. G., 1929: *Instinct and Intelligence*. New York: Mac Millan and Co.
- HÖLLDOBLER, B., 1962: *Z. angew. Entomol.*, **49**, 337–352.
- HÖLLDOBLER, B., 1966: *Z. vergl. Physiol.*, **52**, 430–455.
- HÖLLDOBLER, B., 1967 a: *Z. vergl. Physiol.*, **56**, 1–21.
- HÖLLDOBLER, B., 1967 b: *Zool. Anz.*, **31**, Suppl.-Band, 428–434.
- HÖLLDOBLER, B., 1968: *Naturw.*, **55**, 397.
- HÖLLDOBLER, B., 1969 a: *Science*, **166**, 757–758.
- HÖLLDOBLER, B., 1969 b: *Verh. Dtsch. Zool. Ges. Würzburg*, 580–585.
- HÖLLDOBLER, B., 1970 a: *Z. vergl. Physiol.*, **66**, 215–220.
- HÖLLDOBLER, B., 1970 b: *Umschau Wiss. Techn.*, **70**, 663–669.
- HÖLLDOBLER, B., 1971 a: *J. Ins. Physiol.*, **17**, 1497–1499.
- HÖLLDOBLER, B., 1971 b: *Z. vergl. Physiol.*, **75**, 123–142.
- HÖLLDOBLER, B., 1971 c: *Scientific Am.*, **224**, 86–93.
- HÖLLDOBLER, B., 1973 a: *Encycl. Cin., Göttingen*.
- HÖLLDOBLER, B., 1973 b: *Encycl. Cin., Göttingen*.
- HÖLLDOBLER, B., 1973 c: *Oecologia*, **11**, 371–380.
- HÖLLDOBLER, B., 1973 d: *Nova Acta Leopoldina*, **37**, 259–292.
- HÖLLDOBLER, B., 1974: *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **71**, 3274–3277.
- HÖLLDOBLER, B., 1976 a: *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **1**, 3–44.
- HÖLLDOBLER, B., 1976 b: *Science*, **192**, 912–914.
- HÖLLDOBLER, B., U. MASCHWITZ, 1965: *Z. vergl. Physiol.*, **50**, 551–568.
- HÖLLDOBLER, B., M. MÖGLICH, U. MASCHWITZ, 1973: *Encycl. Cin., Göttingen*.
- HÖLLDOBLER, B., E. O. WILSON, 1970: *Psyche*, **77**, 385–399.
- HÖLLDOBLER, B., M. WÜST, 1973: *Z. Tierpsych.*, **32**, 1–9.
- HÖLLDOBLER, K., 1923: *Aus der Heimat*, **36**, 114–116.
- HÖLLDOBLER, K., 1928: *Biol. Zbl.*, **48**, 129–142.
- HÖLLDOBLER, K., 1936: *Biol. Zbl.*, **56**, 230–248.
- HÖLLDOBLER, K., 1938 a: *Z. angew. Entomol.*, **24**, 367–435.
- HÖLLDOBLER, K., 1938 b: *Zool. Anz.*, **121**, 66–72.
- HÖLLDOBLER, K., 1944: *Z. angew. Entomol.*, **30**, 623–644.
- HÖLLDOBLER, K., 1950: *Z. angew. Entomol.*, **31**, 583–590.
- HÖLLDOBLER, K., 1953: *Z. angew. Entomol.*, **34**, 598–606.
- HÖLLDOBLER, K., 1965: *Mitt. Schweiz. Entomol. Ges.*, **38**, 71–79.
- HÖRST, B., 1972: *Ins. soc.*, **19**, 389–402.
- HOMANN, H., 1924: *Z. vergl. Physiol.*, **1**, 541–578.
- HORSTMANN, K., 1970: *Oecologia*, **5**, 138–157.
- HORSTMANN, K., 1972: *Oecologia*, **8**, 371–390.
- HORSTMANN, K., 1973 a: *Z. Tierpsych.*, **32**, 532–543.
- HORSTMANN, K., 1973 b: *Waldhygiene*, **9**, 193–201.
- HORSTMANN, K., 1974 a: *Oecologia*, **15**, 187–204.
- HORSTMANN, K., 1974 b: *Waldhygiene*, **10**, 241–246.
- HORSTMANN, K., 1975 a: *Oecologia*, **22**, 57–65.
- HORSTMANN, K., 1975 b: *Waldhygiene*, **11**, 33–40.
- HORSTMANN, K., 1976: *Ins. soc.*, **23**, 227–242.
- HOWARD, D. F., W. T. TSCHINKEL, 1976: *Behav.*, **56**, 157–180.
- HUBER, J., 1905: *Biol. Cbl.*, **25**, 606–619; 625–635.
- HUBER, P., 1810: *Recherches sur les moeurs des fourmis indigènes*. Paris: J. J. Paschoud.
- HUBER, P., 1814: *Nouvelles observations sur les abeilles*. Paris: J. J. Paschoud.

- HUG, O., 1960: *Intern. J. Radiat. Biol. Suppl.*, **2**, 217–226.
- HUMMEL, H., P. KARLSON, 1968: *Hoppe Seyl. Z. physiol. Chem.*, **349**, 725–727.
- HUNG, A. C. F., H. T. IMAI, M. KUBOTA, 1972: *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **65**, 1023–1025.
- HURD, P. D., R. F. SMITH, R. L. USINGER, 1956: *Proc. 10. Intern. Congr. Entomol., Montreal*, **1**, 851.
- HUWYLER, S., K. GROB, M. VISCONTINI, 1973: *Helv. chim. Acta*, **56**, 976–977.
- HUWYLER, S., K. GROB, M. VISCONTINI, 1975: *J. Ins. Physiol.*, **21**, 299–304.
- IHERING, H. v., 1894: *Berl. Entomol. Zschr.*, **39**, 321–446.
- IHERING, H. v., 1898: *Zool. Anz.*, **21**, 238–245.
- JACOBSON, E., A. FOREL, 1909: *Notes Leyden Mus.*, **31**, 221–253.
- JACOBY, M., 1953: *Z. angew. Entomol.*, **34**, 145–169.
- JACOBY, M., 1955: *Z. angew. Entomol.*, **37**, 129–152.
- JAISSON, P., 1969: *Ins. soc.*, **16**, 279–312.
- JAISSON, P., 1970: *C. R. Acad. Sc. Paris*, **271**, 1192–1194.
- JAISSON, P., 1972: *C. R. Acad. Sc. Paris*, **274**, 302–305.
- JAISSON, P., 1975: *Behav.*, **52**, 1–37.
- JANDER, R., 1957: *Z. vergl. Physiol.*, **40**, 162–238.
- JANDER, R., 1963: *Z. Tierpsych.*, **21**, 302–307.
- JANDER, R., 1970: *Z. Tierpsych.*, **27**, 771–778.
- JANET, C., 1898: *C. R. Acad. Sci. Paris*, **126**, 1186–1171.
- JANET, C., 1904: *Observations sur les fourmis. Limoges: Ducourtieux et Gout.*
- JANZEN, D. H., 1966: *Evolution*, **20**, 249–275.
- JANZEN, D. H., 1967 a: *Ecol.*, **48**, 26–35.
- JANZEN, D. H., 1967 b: *Kans. Univ. Sci. Bull.*, **47**, 315–558.
- JANZEN, D. H., 1969: *Ecol.*, **50**, 147–153.
- JANZEN, D. H., 1972: *Ecol.*, **53**, 885–892.
- JANZEN, D. H., 1973: *Ecol.*, **54**, 727–750.
- JANZEN, D. H., 1975: *Science*, **188**, 936–937.
- JOLIVET, P., 1973: *Cah. Pac.*, **17**, 41–69.
- JOUVENAZ, D. P., W. A. BANKS, C. S. LOFGREN, 1974: *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **67**, 442–444.
- KANNOVSKI, P. B., R. L. JOHNSON, 1969: *Anim. Behav.*, **17**, 425–429.
- KARAWAJEW, W., 1928: *Acad. Sc. l'Ukraine. Mém. Cl. Sci. Phys. Math.*, **6**, 307–328.
- KARAWAJEW, W., 1929: *Zool. Anz.*, **82**, 247–256.
- KARAWAJEW, W., 1931: *Zool. Anz.*, **92**, 309–317.
- KARLSON, P., A. BUTENANDT, 1959: *Ann. Rev. Entomol.*, **4**, 39–58.
- KARLSON, P., M. LÜSCHER, 1959: *Naturw.*, **46**, 63–64.
- KAUDEWITZ, F., 1955: *Biol. Zbl.*, **74**, 69–87.
- KELLY, A. F., 1973: *Ins. soc.*, **20**, 109–124.
- KERMARREC, A., H. MAULÉON, A. ABUD ANTUN, 1976: *Ins. soc.*, **23**, 29–48.
- KERR, W. E., 1962: *Arquivos Mus. Nacion., Rio de Janeiro*, **52**, 115–116.
- KIEPENHEUER, J., 1968: *Z. vergl. Physiol.*, **57**, 409–411.
- KING, R. L., F. WALTERS, 1950: *Proc. Iowa Acad. Sc.*, **57**, 469–473.
- KISTNER, D. H., 1966: *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **59**, 341–358.
- KISTNER, D. H., 1967: *The Pan.-Pac.-Entomol.*, **43**, 274–284.
- KISTNER, D. H., M. S. BLUM, 1971: *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **64**, 589–594.
- KLOFT, W., 1959 a: *Biol. Zbl.*, **78**, 863–870.
- KLOFT, W., 1959 b: *Waldhygiene*, **3**, 94–98.
- KLOFT, W., 1960: *Entomophaga*, **5**, 43–54.
- KLOFT, W., B. HÖLDOBLER, A. HAISCH, 1965: *Entomol. exp. et appl.*, **8**, 20–26.
- KNEITZ, G., 1963: *Symp. Gen. Biol. Ital. Pavia*, **12**, 38–50.
- KNEITZ, G., 1964: *Ins. soc.*, **11**, 105–130.
- KNEITZ, G., 1967: *Progr. Soil Biol.*, 241–248.
- KÖHLER, F., 1966: *Ins. soc.*, **13**, 305–310.
- KOHL, P. H., 1909: *Natur und Offenbarung*, **55**, 89–111; 148–175.
- KOOB, K., 1971: *Myrmecacin, das erste Insektenherbicid*. Diss. Univ. Heidelberg.
- KRAUSSE, A. H., 1907: *Die antennalen Sinnesorgane der Ameisen, in ihrer Zahl und Verteilung bei den Geschlechtern und Individuen einiger Arten*. Diss. Univ. Jena.
- KRAUSSE-HELDRUNGEN, A., 1910: *Zool. Anz.*, **35**, 523–526.
- KÜRSCHNER, I., 1969: *Beitr. Entomol.*, **19**, 273–280.
- KUNKEL, H., 1972: *Bonn. Zool. Beitr.*, **23**, 161–178.
- KUNKEL, H., 1973: *Bonn. Zool. Beitr.*, **26**, 105–121.

- KUTTER, H., 1921: *Mitt. Schweiz. Entomol. Ges.*, **13**, 117–120.
- KUTTER, H., 1945: *Mitt. Schweiz. Entomol. Ges.*, **19**, 485–487.
- KUTTER, H., 1948: *Mitt. Schweiz. Entomol. Ges.*, **21**, 286–295.
- KUTTER, H., 1950: *Mitt. Schweiz. Entomol. Ges.*, **23**, 81–94.
- KUTTER, H., 1951: *Mitt. Schweiz. Entomol. Ges.*, **24**, 153–174.
- KUTTER, H., 1952: *Mitt. Schweiz. Entomol. Ges.*, **25**, 57–72.
- KUTTER, H., 1956: *Mitt. Schweiz. Entomol. Ges.*, **29**, 1–18.
- KUTTER, H., 1967: *Mitt. Schweiz. Entomol. Ges.*, **40**, 78–91.
- KUTTER, H., 1969: *Neujahrsblatt, hrsg. von der Naturf. Ges. Zürich*, **171**, 1–62.
- KUTTER, H., 1973 a: *Mitt. Schweiz. Entomol. Ges.*, **46**, 253–268.
- KUTTER, H., 1973 b: *Mitt. Schweiz. Entomol. Ges.*, **46**, 281–289.
- LAGERHEIM, G., 1900: *Entomol. Tidskr.*, **21**, 17–29.
- LANGE, R., 1958: *Naturw.*, **45**, 196.
- LANGE, R., 1959: *Entomophaga*, **4**, 47–55.
- LANGE, R., 1960 a: *Z. angew. Entomol.*, **45**, 188–197.
- LANGE, R., 1960 b: *Z. Tierpsych.*, **17**, 389–401.
- LANGE, R., 1967: *Z. Tierpsych.*, **24**, 513–545.
- LATREILLE, P., 1805: *Histoire naturelle générale et particulière des Crustacés et des Insectes, Band XIII*. Paris: Dufart.
- LAW, J. H., E. O. WILSON, J. A. MAC CLOSKEY, 1965: *Science*, **149**, 544–546.
- LEDoux, A., 1949 a: *C. R. Acad. Sc. Paris*, **228**, 431–432.
- LEDoux, A., 1949 b: *C. R. Acad. Sc. Paris*, **228**, 1154–1155.
- LEDoux, A., 1950: *Ann. Sc. Nat. Zool.*, **12**, 313–461.
- LEDoux, A., 1952: *Ann. Sc. Nat. Zool.*, **14**, 231–248.
- LEDoux, A., 1954: *Ins. soc.*, **1**, 149–175.
- LEDoux, A., 1958: *Proc. 10. Int. Congr. Entomol. Montreal*, **2**, 521–528.
- LEDoux, A., 1971: *C. R. Acad. Sc. Paris*, **273**, 83–85.
- LEDoux, A., 1973: *C. R. Acad. Sc. Paris*, **277**, 2199–2200.
- LEEUWEN, W. M. VAN, 1929: *Ber. Dtsch. Bot. Ges.*, **47**, 90–99.
- LEHMANN, J., 1974: *Waldhygiene*, **10**, 252–255.
- LEHMANN, J., 1975: *Waldhygiene*, **11**, 41–47.
- LE MASNE, G., 1953: *Ann. Sc. Nat.*, **15**, 1–56.
- LE MASNE, G., 1956 a: *Ins. soc.*, **3**, 239–259.
- LE MASNE, G., 1956 b: *C. R. Acad. Sc. Paris*, **243**, 673–675.
- LE MASNE, G., 1956 c: *C. R. Acad. Sc. Paris*, **243**, 1243–1246.
- LE MASNE, G., A. BONAVITA, 1967: *Proc. 10. Int. Ethol. Conf. Stockholm*.
- LE MASNE, G., C. TOROSSIAN, 1965: *Ins. soc.*, **12**, 185–194.
- LEUTHOLD, R. H., 1968 a: *Psyche*, **75**, 233–248.
- LEUTHOLD, R. H., 1968 b: *Psyche*, **75**, 334–350.
- LEUTHOLD, R. H., 1975: *Symp. IUSSI, Dijon*, 197–211.
- LEVIEUX, J., 1966: *Ins. soc.*, **13**, 117–126.
- LEVIEUX, J., 1972: *Ins. soc.*, **19**, 63–79.
- LINDAUER, M., H. MARTINI, 1963: *Naturw.*, **50**, 509–514.
- LINDAUER, M., J. O. NEDEL, 1959: *Z. vergl. Physiol.*, **42**, 334–264.
- LINSENMAIER, W., 1972: *Knaurs großes Insektenbuch*. München–Zürich: Droemer Knaur.
- LITTELDYKE, M., J. M. CHERRETT, 1975: *Bull. Entomol. Res.*, **65**, 33–47.
- LÖFQVIST, J., 1976: *J. Ins. Physiol.*, **22**, 1331–1346.
- LOWE, G. H., 1948: *Proc. R. Entomol. Soc. London (A)*, **23**, 51–53.
- LOUBBOCK, J., 1894: *Ants, bees and wasps*. New York: D. Appleton and Co.
- LÜSCHER, M., 1956: *Ins. soc.*, **3**, 149–175.
- MAC ALPINE, J. F., J. E. MARTINI, 1966: *Canad. Entomol.*, **98**, 527–544.
- MAC COOK, H. C., 1877: *Trans. Am. Entomol. Soc.*, **6**, 253–296.
- MAC COOK, H. C., 1880: *The natural history of the agricultural ant of Texas*. Philadelphia: Acad. of Natural Sciences.
- MAIDL, F., 1934: *Die Lebensgewohnheiten und Instinkte der staatenbildenden Insekten*. Wien: Wagner.
- MALICKY, H., 1969: *T. Entomol.*, **112**, 213–298.
- MALYSHEV, S. I., 1966: *Genesis of the Hymenoptera and the phases of their evolution*, O. W. RICHARDS and B. UVANOV, eds. London: Methuen and Co.
- MAMSCH, E., 1965: *Naturw.*, **52**, 168.



- MAMSCH, E., 1967: *Z. vergl. Physiol.*, **55**, 1–25.
- MAMSCH, E., K. BIER, 1966: *Ins. soc.*, **8**, 277–284.
- MANN, W. M., 1919: *Bull. Mus. Comp. Zool.*, **63**, 273–391.
- MARAK, G. E., J. J. WOLKEN, 1965: *Nature*, **205**, 1328–1329.
- MARIKOVSKY, P. I., 1961: *Ins. soc.*, **8**, 23–30.
- MARIKOVSKY, P. I., 1962: *Entomol. Rev.*, **41**, 47–51.
- MARIKOVSKY, P. I., 1974: *Ins. soc.*, **21**, 301–308.
- MARKIN, G. P., 1970: *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **63**, 1238–1242.
- MARKIN, G. P., H. L. COLLINS, J. H. DILLIER, 1972: *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **65**, 1053–1058.
- MARKL, H., 1962: *Z. vergl. Physiol.*, **45**, 475–569.
- MARKL, H., 1964: *Z. vergl. Physiol.*, **48**, 552–586.
- MARKL, H., 1965: *Science*, **149**, 1392–1393.
- MARKL, H., 1966: *Verh. Dtsch. Zool. Ges.*, **30. Suppl.**, 343–351.
- MARKL, H., 1967: *Z. vergl. Physiol.*, **57**, 299–330.
- MARKL, H., 1968: *Z. vergl. Physiol.*, **60**, 103–150.
- MARKL, H., 1970: *Z. vergl. Physiol.*, **69**, 6–37.
- MARKL, H., 1973 a: *Proc. VII. Congr. IUSSI, London*, 258–265.
- MARKL, H., 1973 b: *Fortschr. Zool.*, **21**, 100–120.
- MARKL, H., S. FUCHS, 1972: *Z. vergl. Physiol.*, **76**, 204–225.
- MARLIN, J. C., 1968: *Trans. Ill. State Acad. Sc.*, **61**, 207–209.
- MARLIN, J. C., 1969: *J. Kans. Entomol. Soc.*, **42**, 108–115.
- MARLIN, J. C., 1971: *Am. Midl. Natural.*, **86**, 181–189.
- MARTIN, M. M., 1969: *Science*, **169**, 16–20.
- MARTIN, M. M., N. D. BOYD, M. J. GIESELMANN, R. G. SILVER, 1975: *Ins. Physiol.*, **21**, 1887–1892.
- MARTIN, M. M., M. J. GIESELMANN, J. S. MARTIN, 1973: *J. Ins. Physiol.*, **19**, 1409–1416.
- MARTIN, M. M., J. G. MAC CONNELL, G. R. GALE, 1969: *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **62**, 386–388.
- MARTIN, M. M., J. S. MARTIN, 1970: *J. Ins. Physiol.*, **16**, 109–119.
- MARTIN, M. M., J. S. MARTIN, 1971: *J. Ins. Physiol.*, **17**, 1897–1906.
- MARTIN, M. M., N. A. WEBER, 1969: *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **62**, 1386–1387.
- MARTINOYA, C., S. BLOCH, D. F. VENTURA, N. M. PUGLIA, 1975: *J. comp. Physiol.*, **104**, 205–210.
- MARTINSEN, D. L., D. J. KIMELDORF, 1972: *Biol. Bull.*, **143**, 403–419.
- MASCHWITZ, U., 1964 a: *Z. vergl. Physiol.*, **47**, 596–655.
- MASCHWITZ, U., 1964 b: *Nature*, **204**, 324–327.
- MASCHWITZ, U., 1971: *Naturw. Rundschau*, **24**, 485.
- MASCHWITZ, U., 1974: *Oecologia*, **16**, 303–310.
- MASCHWITZ, U., 1975 a: *Symp. IUSSI, Dijon*, 41–45.
- MASCHWITZ, U., 1975 b: *Symp. IUSSI, Dijon*, 47–57.
- MASCHWITZ, U., B. HÖLLDOBLER, 1970: *Z. vergl. Physiol.*, **66**, 176–189.
- MASCHWITZ, U., B. HÖLLDOBLER, M. MÖGLICH, 1974: *Z. Tierpsych.*, **35**, 113–123.
- MASCHWITZ, U., R. KLINGER, 1974: *Ins. soc.*, **21**, 163–166.
- MASCHWITZ, U., W. KLOFT, 1971: In: W. BÜCHERL, E. BUCKLEY eds., *Venomous animals and their venoms*, 1–60. New York–London: Academic Press.
- MASCHWITZ, U., E. MASCHWITZ, 1974: *Oecologia*, **14**, 289–294.
- MASCHWITZ, U., M. MÜHLENBERG, 1973 a: *Zool. Anz.*, **191**, 364–368.
- MASCHWITZ, U., M. MÜHLENBERG, 1973 b: *Encycl. Cin.*, Göttingen.
- MASCHWITZ, U., M. MÜHLENBERG, 1975: *Oecologia*, **20**, 65–83.
- MASCHWITZ, U., M. WÜST, K. SCHURIAN, 1975: *Oecologia*, **18**, 17–21.
- MASSON, C., M. A. FRIGGI, 1971 a: *C. R. Acad. Sc. Paris*, **272**, 618–621.
- MASSON, C., M. A. FRIGGI, 1971 b: *C. R. Acad. Sc. Paris*, **272**, 2346–2349.
- MASSON, C., D. GABOURIANT, A. FRIGGI, 1972: *Z. Morph. Tiere*, **72**, 349–360.
- MASSON, C., D. GABOURIANT, 1973: *Z. Zellf.*, **140**, 39–75.
- MAZOKHIN-PORSHNYAKOV, G. V., V. TRENN, 1972: *Zool. Zh.*, **51**, 1007–1017.
- MENOZZI, C., 1924: *Soc. Nat. e Mat., Modena*, **6**, 6–8.
- MENZEL, R., 1971: *Z. Naturf.*, **266**, 357.

- MENZEL, R., 1972: *Z. Zellf.*, **127**, 356–373.
- MENZEL, R., 1975: In: A. W. SNYDER, R. MENZEL, eds., *Photoreceptor optics*, 373–387. Berlin–Heidelberg–New York: Springer.
- MENZEL, R., R. KNAUT, 1973: *J. comp. Physiol.*, **86**, 125–138.
- MENZEL, R., R. WEHNER, 1970: *Z. vergl. Physiol.*, **68**, 446–449.
- MENZER, G., K. STOCKHAMMER, 1951: *Naturw.*, **38**, 190.
- MEYER, G. F., 1955: *Ins. soc.*, **2**, 164–171.
- MICHENER, C. D., D. J. BROTHERS, 1971: *Proc. Nat. Acad. Sc.*, **68**, 1241–1245.
- MILNE, L. J., M. MILNE, 1976: *Scientific Am.*, **235**, 84–89.
- MITTELSTAEDT-BURGER, M.-L., 1972: In: R. WEHNER, ed., *Information processing in the visual system of Arthropods*. Berlin–Heidelberg–New York: Springer.
- MITTELSTAEDT, H., M.-L. MITTELSTAEDT, 1973: *Fortschr. Zool.*, **21**, 46–58.
- MÓCZAR, L., 1972: *Acta Biol. Szeged*, **18**, 181–183.
- MÖGLICH, M., 1971: *Nestumzugs- und Trageverhalten bei Ameisen*. Staatsexamensarbeit an der Univ. Frankfurt.
- MÖGLICH, M., 1973: *Proc. VII. Congr. IUSSI, London*, 274–278.
- MÖGLICH, M., U. MASCHWITZ, B. HÖLLEDOBLER, 1974: *Science*, **186**, 1046–1074.
- MÖGLICH, M., B. HÖLLEDOBLER, 1975: *J. comp. Physiol.*, **101**, 275–288.
- MÖLLER, A., 1893: *Bot. Mitt. Trop.*, 1–127.
- MORGAN, E. D., L. J. WADHAMS, 1972: *J. Ins. Physiol.*, **18**, 1125–1135.
- MORLEY, B. D. W., 1938: *Bull. Soc. Entomol. France*, **43**, 190–194.
- MOSER, J. C., R. C. BROWNLEE, R. SILVERSTEIN, 1968: *J. Ins. Physiol.*, **14**, 529–535.
- MÜHLENBERG, M., U. MASCHWITZ, 1973: *Entcycl. Cin.*, Göttingen.
- MÜHLENBERG, M., U. MASCHWITZ, 1976: *Entcycl. Cin.*, Göttingen.
- MÜLLER, E., 1931: *Z. vergl. Physiol.*, **14**, 348–384.
- MÜLLER, F., 1874: *Nature*, **10**, 102–103.
- MÜLLER, F., 1880: *Kosmos*, **8**, 109–116.
- OESER, R., 1961: *Mitt. Zool. Mus. Berlin*, **37**, 1–119.
- OFER, J., 1970: *Ins. soc.*, **17**, 49–82.
- OLIVER, J. E., P. E. SONNET, 1974: *J. Org. Chem.*, **39**, 2662–2663.
- OSMAN, M. F. H., W. KLOFT, 1961: *Ins. soc.*, **8**, 383–395.
- OTTO, D., 1958: *Wiss. Abh. Dtsch. Akad. Landwirtschaftsw. Berlin*, **30**, 1–169.
- OTTO, D., 1960: *Zool. Anz.*, **164**, 42–57.
- OTTO, D., 1962: *Die Roten Waldameisen*. Wittenberg Lutherstadt: Ziemsen.
- PARASCHIVESCU, D., 1967: *Ins. soc.*, **14**, 123–130.
- PARK, O., 1933: *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **26**, 255–261.
- PASSERA, L., 1964: *Ins. soc.*, **11**, 59–70.
- PASSERA, L., 1965: *C. R. 5. Congr. UIEIS, Toulouse*, 293–302.
- PASSERA, L., 1966: *C. R. Acad. Sc. Paris*, **263**, 1600–1603.
- PASSERA, L., 1969: *Ann. Sc. Nat. Zool.*, **11**, 327–481.
- PASSERA, L., 1972: *C. R. Acad. Sc. Paris*, **275**, 409–411.
- PASSERA, L., 1974: *Ins. soc.*, **21**, 71–86.
- PASSERA, L., A. DEJEAN, 1974: *Ins. soc.*, **21**, 407–416.
- PAULSEN, R., 1966: *Naturw.*, **53**, 337–338.
- PAULSEN, R., 1969: *Zur Funktion der Prothoracicus-, Postpharynx- und Labialdrüsen von Formica polyctena Foerst. (Hymenoptera, Formicidae)*. Diss. Univ. Würzburg.
- PAULSEN, R., 1971: *Arch. Bioch. Biophys.*, **142**, 170–176.
- PAVAN, M., 1956: *Ric. Sci.*, **26**, 144–150.
- PEACOCK, A. D., J. H. SUDD, A. T. BAXTER, 1955: *Entomol. Month. Mag.*, **91**, 125–129.
- PETERSEN, M., A. BUSCHINGER, 1971 a: *Anz. Schädlingsk.*, 121–127.
- PETERSEN, M., A. BUSCHINGER, 1971 b: *Z. angew. Entomol.*, **68**, 168–175.
- PETERSEN-BRAUN, M., A. BUSCHINGER, 1975: *Ins. soc.*, **22**, 51–66.
- PIÉRON, H., 1906: *C. R. Acad. Sc. Paris*, **143**, 845–848.
- PLSEK, R. W., J. C. KROLL, J. F. WATKINS, 1969: *J. Kans. Entomol. Soc.*, **42**, 452–456.
- POLIMANTI, O., 1911: *Biol. Cbl.*, **31**, 222–224.
- PONTIN, A. J., 1960 a: *Ins. soc.*, **7**, 227–230.
- PONTIN, A. J., 1960 b: *Entomol. Month. Mag.*, **96**, 198–199.
- PRELINGER, 1940: *Mikrokosm.*, **33**, 125–127.
- PRIESNER, E., 1973: *Fortschr. Zool.*, **22**, 49–135.
- QUILICO, A., F. PIOZZI, M. PAVAN, 1956: *Ric. Sci.*, **26**, 177–180.

- RAIGNIER, A., 1959: *Med. Kon. VI. Acad. v. Belg.*, **21**, 24 S.
- RAIGNIER, A., 1972: *Ins. soc.*, **19**, 153–170.
- RAIGNIER, A., J. v. BOVEN, 1955: *Ann. Mus. Roy. Congo Belg., N. S., Sc. Zool.*, **2**, 1–359.
- REGNIER, F. E., M. NIEH, B. HÖLLDOBLER, 1973: *J. Ins. Physiol.*, **19**, 981–992.
- REGNIER, F. E., E. O. WILSON, 1968: *J. Ins. Physiol.*, **14**, 955–970.
- REGNIER, F. E., E. O. WILSON, 1971: *Science*, **172**, 267–269.
- REICHENBACH, 1902: *Biol. Cbl.*, **22**, 461–465.
- REICHENSPERGER, A., 1911: *Kans. Univ. Sc. Bull.*, **44**, 281–465.
- REUTER, O. M., 1913: *Lebensgewohnheiten und Instinkte der Insekten bis zum Erwachen der sozialen Instinkte*. Berlin: Friedländer.
- REYNE, A., 1954: *Zool. Mededel.*, **32**, 233–257.
- RIBI, W. A., 1975: *Cell Tiss. Res.*, **160**, 207–217.
- RIDLEY, H. N., 1890: *J. Str. Br. Roy. Asiat. Soc., Singapore*, 345.
- RILEY, R. G., R. M. SILVERSTEIN, B. CARROLL, R. CARROLL, 1974: *J. Ins. Physiol.*, **20**, 651–654.
- RILEY, R. R., R. M. SILVERSTEIN, J. C. MOSER, 1974: *J. Ins. Physiol.*, **20**, 1629–1637.
- RITTER, F. J., I. E. M. ROTGANS, E. TALMAN, P. E. J., VERWIEL, F. STEIN, 1973: *Experiment.*, **29**, 530–531.
- RITTER, F. J., I. E. M. BRÜGGEMANN-ROTGANS, E. VERKUIL, C. J. PERSOONS, 1975: *Symp. IUSSI, Dijon*, 99–103.
- RITTER, F. J., F. STEIN, 1975: *Lokmiddel voor mieren*. Dutch patent application 74 08757 (28-6-1974).
- ROBERTSON, P. L., 1968: *Austr. J. Zool.*, **16**, 133–166.
- ROBERTSON, P. L., 1971: *J. Ins. Physiol.*, **17**, 691–715.
- ROBINSON, S. W., J. M. CHERRETT, 1974: *Bull. Entomol. Res.*, **63**, 519–529.
- ROBINSON, S. W., J. C. MOSER, M. S. BLUM, A. AMANTE, 1974: *Ins. soc.*, **21**, 87–94.
- ROCKWOOD, L. L., 1976: *Ecology*, **57**, 48–61.
- ROSENGREN, R., 1971: *Acta zool. fenn.*, **133**, 1–106.
- ROTH, H., R. MENZEL, 1972: In: R. WEHNER, ed., *Information processing in the visual systems of Arthropods*, 177–181. Berlin-Heidelberg-New York: Springer.
- RUTZ, W., L. GERIG, H. WILLE, M. LÜSCHER, 1976: *J. Ins. Physiol.*, **22**, 1485–1491.
- SAMSIKAK, K., 1964: *Acta Soc. Entomol. Cechoslov.*, **61**, 156–157.
- SANDERS, C. J., 1972: *Proc. Entomol. Soc. Ontario*, **102**, 13–16.
- SANTSCHI, F., 1907: *Rev. Suisse Zool.*, **15**, 305–334.
- SANTSCHI, F., 1911: *Rev. Suisse Zool.*, **19**, 303–338.
- SANTSCHI, F., 1923: *Mém. Soc. Vaudoise Sc. Nat.*, **1**, 137–176.
- SAVILLE-KENT, W., 1897: *The naturalist in Australia*.
- SCHENK, O., 1903: *Zool. Jhb.*, **17**, 573–618.
- SCHILDKNECHT, H., K. KOOB, 1970: *Angew. Chem.*, **82**, 181.
- SCHILDKNECHT, H., K. KOOB, 1971: *Angew. Chem.*, **83**, 110.
- SCHIMPER, A. F. W., 1898: *Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage*. Jena: Fischer.
- SCHMID, R., 1971: *Naturw. Rundsch.*, **24**, 482–485.
- SCHMIDT, A., 1938: *Z. vergl. Physiol.*, **25**, 351–378.
- SCHMIDT, G. H., 1972: *Zool. Anz.*, **189**, 159–169.
- SCHMIDT, G. H., E. GÜRSCH, 1970: *Z. Morph. Tiere*, **67**, 172–182.
- SCHMIDT, G. H., E. GÜRSCH, 1971: *Z. Tierpsych.*, **18**, 19–32.
- SCHMIDT, H., 1952: *Z. Morph. Ökol. Tiere*, **41**, 223–246.
- SCHNEIDER, D., 1970: In: F. O. SCHMITT, Editor-in-Chief: *The Neurosciences: Second Study Program*, 511–518. New York: Rockefeller University Press.
- SCHNEIDER, D., K.-E. KAISLING, 1957: *Zool. Jhb. (Anat.)*, **76**, 223–250.
- SCHNEIDER, P., 1966: *Ins. soc.*, **13**, 297–304.
- SCHNEIDER, P., 1971: *Zool. Anz.*, **187**, 202–213.
- SCHNEIDER, P., 1972: *Ins. soc.*, **19**, 279–299.
- SCHNEIRLA, T. C., 1944: *Am. Mus. Novit.*, **1253**, 1–26.
- SCHNEIRLA, T. C., 1947: *Am. Mus. Novit.*, **1336**, 1–20.
- SCHNEIRLA, T. C., 1948: *Zoologica*, **33**, 89–112.
- SCHNEIRLA, T. C., 1952: *Cooloq. Int. Cent. Nat. Rech. Sc.*, **34**, 247–269.



- SCHNEIRLA, T. C., 1971: *Army ants. A study in social organization*, H. R. TOPOFF, ed. San Francisco: W. H. Freeman and Comp.
- SCHNEIRLA, T. C., A. Y. REYES, 1966: *Anim. Behav.*, **14**, 132–148.
- SCHÖN, A., 1911: *Zool. Jhb. (Anatomie)*, **31**, 439–472.
- SCHUMACHER, A., W. G. WHITFORD, 1974: *Ins. soc.*, **21**, 317–330.
- SEEVERS, C. H., 1965: *Fieldiana Zool.*, **47**, 137–351.
- SMITH, M. R., 1939: *Proc. Entomol. Soc. Wash.*, **41**, 176–180.
- SMITH, M. R., 1956: *Proc. Entomol. Soc. Wash.*, **58**, 271–275.
- SNELLING, R. R., 1965: *Bull. S. Calif. Acad. Sc.*, **64**, 16–21.
- SNYDER, A. W., R. MENZEL, 1975: *Photoreceptor optics*. Berlin–Heidelberg–New York: Springer.
- SOMMER, E. W., R. WEHNER, 1975: *Cell Tiss. Res.*, **163**, 45–61.
- SONNET, P. E., J. C. MOSER, 1972: *J. Agric. Food Chem.*, **20**, 1191–1194.
- SONNET, P. E., J. C. MOSER, 1973: *Environm. Entomol.*, **2**, 851–854.
- SOULIÉ, J., 1960 a: *Ins. soc.*, **7**, 283–295.
- SOULIÉ, J., 1960 b: *Ins. soc.*, **7**, 369–376.
- SOULIÉ, J., 1961: *Ins. soc.*, **8**, 213–297.
- SOULIÉ, J., 1962: *Ins. soc.*, **9**, 181–195.
- SOULIÉ, J., 1964: *Ins. soc.*, **11**, 383–388.
- SPANGLER, H. G., 1967: *Science*, **155**, 1687–1689.
- SPANGLER, H. G., 1974: *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **67**, 458–460.
- STÄGER, R., 1919: *Erlebnisse mit Insekten*. Zürich: Rascher und Co.
- STÄGER, R., 1923: *Z. wiss. Insektenbiol.*, **18**, 290–292.
- STÄGER, R., 1925: *Z. Morph. Ökol. Tiere*, **3**, 452–476.
- STÄGER, R., 1929: *Zool. Anz.*, **82**, 177–184.
- STÄRCKE, A., 1936: *Entomol. Ber.*, **9**, 277–279.
- STAMMER, H.-J., 1938: *Z. angew. Entomol.*, **24**, 285–290.
- STEINER, A., 1924: *Z. vergl. Physiol.*, **2**, 23–56.
- STEINER, A., 1929: *Z. vergl. Physiol.*, **9**, 1–66.
- STITZ, H., 1939: *Armeen oder Formicidae*. In: F. DAHL, *Tierwelt Deutschlands*. Jena: Gustav Fischer.
- STRICKLAND, A. H., 1951: *Bull. Entomol. Res.*, **42**, 65–103.
- STUMPER, 1918: *Biol. Zbl.*, **38**, 160–179.
- STUMPER, 1921 a: *Bull. Soc. Entomol. Belg.*, **3**, 24–30.
- STUMPER, R., 1921 b: *Bull. Soc. Entomol. Belg.*, **3**, 90–97.
- STUMPER, R., 1950: *Bull. Biol. France et Belg.*, **84**, 375–399.
- STUMPER, R., 1953: *Bull. Soc. Nat. Luxemb.*, **46**, 130–135.
- STUMPER, R., 1955 a: *Bull. Soc. Nat. Luxemb.*, **60**, 82–86.
- STUMPER, R., 1955 b: *Bull. Soc. Nat. Luxemb.*, **60**, 87–97.
- STUMPER, R., 1960: *Naturw.*, **47**, 457–463.
- STUMPER, R., 1961: *Naturw.*, **48**, 735–736.
- STUMPER, R., 1962: *Ins. soc.*, **9**, 329–333.
- STUMPER, R., H. KUTTER, 1952: *C. R. Acad. Sc. Paris*, **234**, 1482–1485.
- STURTEVANT, A. H., 1927: *Psyche*, **34**, 1–9.
- SUDD, J. H., 1960: *Anim. Behav.*, **8**, 67–75.
- SUDD, J. H., 1962: *Entomol. Month. Mag.*, **98**, 164–166.
- SUDD, J. H., 1967 a: *Z. Tierpsych.*, **26**, 257–276.
- SUDD, J. H., 1967 b: *An introduction to the behaviour of ants*. London: E. Arnold.
- SUDD, J. H., 1970 a: *Ins. soc.*, **17**, 253–260.
- SUDD, J. H., 1970 b: *Ins. soc.*, **17**, 261–272.
- SWINTON, A. H., 1878: *Entomol. Month. Mag.*, **14**, 187.
- SZLEP-FESSEL, R., 1970: *Ins. soc.*, **17**, 233–244.
- SZLEP, R., T. JACOBI, 1967: *Ins. soc.*, **14**, 25–40.
- TÄUBER, U., 1974: *J. comp. Physiol.*, **95**, 169–183.
- TALBOT, M., 1959: *Am. Midl. Natural.*, **61**, 124–132.
- TALBOT, M., 1971: *Psyche*, **78**, 169–179.
- TALBOT, M., 1972: *J. Kans. Entomol. Soc.*, **45**, 254–258.
- TANNER, J. E., 1892: *Trinid. Field Nat., Club*, **1**, 123–127.
- TEPPER, J. G. O., 1892: *Trans. Proc. Roy. Soc. South Austr.*, **5**, 24–26; 106–107.
- TOHMSEE, G., 1972: *Ins. soc.*, **19**, 95–103.
- TOPOFF, H. R., 1971: *Am. Natural.*, **105**, 529–548.
- TOPOFF, H. R., 1972: *Scientific Am.*, **227**, 3–11.
- TORGerson, R. L., R. D. AKRE, 1970 a: *Melandria (Wash. State Entomol. Soc.)* **5**, 1–28.

- TORGERSON, R. L., R. D. AKRE, 1970 b: *J. Kans. Entomol. Soc.*, **43**, 395–404.
- TOROSSIAN, C., 1959: *Ins. soc.*, **6**, 369–374.
- TOROSSIAN, C., 1960: *Ins. soc.*, **8**, 383–391.
- TOROSSIAN, C., 1961: *Ins. soc.*, **8**, 189–191.
- TOROSSIAN, C., 1965: *C. R. Sanc. Soc. Biol.*, **159**, 984.
- TOROSSIAN, C., 1966: *Ins. soc.*, **13**, 39–58.
- TOROSSIAN, C., 1971 a: *Ins. soc.*, **18**, 193–202.
- TOROSSIAN, C., 1971 b: *Ins. soc.*, **18**, 135–154.
- TOROSSIAN, C., 1972: *Ins. soc.*, **19**, 25–38.
- TRICOT, M. S., J. M. PASTEELS, B. TURSCH, 1972: *J. Ins. Physiol.*, **18**, 499–509.
- TRIVERS, R. L., H. HARE, 1976: *Science*, **191**, 249–263.
- TSCHINKEL, W. R., P. G. CLOSE, 1973: *J. Ins. Physiol.*, **19**, 707–721.
- TUMLINSON, J. H., R. M. SILVERSTEIN, J. M. MOSER, R. G. BROWNLEE, J. M. RUTH, 1971: *Nature*, **234**, 348–349.
- TUMLINSON, J. H., R. M. SILVERSTEIN, J. M. MOSER, R. G. BROWNLEE, J. M. RUTH, 1972: *J. Ins. Physiol.*, **18**, 809–814.
- ULE, N., 1905: *Die Blumengärten der Ameisen am Amazonasstrom. Vegetationsbilder*, Jena, 3. Reihe.
- ULE, N., 1906: *Ameisenpflanzen des Amazonasgebietes. Vegetationsbilder*, Jena, 4. Reihe.
- VAN BOVEN, J. K. A., 1970: *Bull. Ann. Soc. R. Entomol. Belg.*, **106**, 127–132.
- VANDERPLANK, F. L., 1960: *J. Anim. Ecol.*, **29**, 15–33.
- VIEHMEYER, H., 1912: *Entomol. Mitt.*, **1**, 193–197.
- VIEHMEYER, H., 1921: *Biol. Zbl.*, **41**, 269–278.
- VOWLES, D. M., 1954 a: *J. exp. Biol.*, **31**, 341–355.
- VOWLES, D. M., 1954 b: *J. exp. Biol.*, **31**, 356–375.
- VOWLES, D. M., 1955: *Brit. J. Anim. Behav.*, **3**, 1–13.
- VOSS, C., 1967: *Z. vergl. Physiol.*, **55**, 225–254.
- WALLIS, D. J., 1961: *Behav.*, **17**, 17–47.
- WALOFF, N., 1957: *Ins. soc.*, **4**, 391–408.
- WALSH, C. T., J. H. LAW, E. O. WILSON, 1965: *Nature*, **207**, 320–321.
- WALSH, J. P., W. R. TSCHINKEL, 1974: *Anim. Behav.*, **22**, 695–704.
- WANG, Y. J., G. M. HAPP, 1974: *J. Ins. Morph. and Embryol.*, **3**, 73–86.
- WARBURG, O., 1892: *Biol. Cbl.*, **12**, 129–142.
- WASMANN, E., 1889: *Wien. Entomol. Ztg.*, **8**.
- WASMANN, E., 1891: *Die zusammengesetzten Nester und gemischten Kolonien der Ameisen*. Münster/W.: Aschendorff.
- WASMANN, E., 1893: *Biol. Cbl.*, **13**, 39–40.
- WASMANN, E., 1899: *Zoologica*, **26**, 1–133.
- WASMANN, E., 1901: *Allgem. Entomol.*, **2**, 19.
- WASMANN, E., 1905: *Notes Leyden Mus.*, **25**, 133–140.
- WASMANN, E., 1909: *Biol. Cbl.*, **29**, 587–604; 619–637; 651–663; 683–703.
- WASMANN, E., 1910 a: *Biol. Cbl.*, **30**, 453–464; 475–496; 515–524.
- WASMANN, E., 1910 b: *Dtsch. Entomol. Nationalbibl.*, **1**, 1–11.
- WASMANN, E., 1913: *Biol. Cbl.*, **33**, 264–266.
- WASMANN, E., 1915: *Z. wiss. Zool.*, **144**, 233–402.
- WASMANN, E., 1920: *Die Gastpflege der Ameisen*. Berlin: Gebr. Bornträger.
- WASMANN, E., 1934: *Die Ameisen, die Termiten und ihre Gäste*. Regensburg: G. J. Manz AG.
- WATKINS, J. F., T. W. COLE, 1966: *Texas J. Sc.*, **18**, 254–265.
- WATKINS, J. F., F. R. GEHLBACH, R. S. BALDRIDGE, 1967: *Southw. Nat.*, **12**, 455–462.
- WATKINS, J. F., F. R. GEHLBACH, J. C. KROLL, 1969: *Ecology*, **50**, 1099–1102.
- WAY, M. J., 1954 a: *Bull. Entomol. Res.*, **45**, 93–112.
- WAY, M. J., 1954 b: *Bull. Entomol. Res.*, **45**, 113–14.
- WAY, M. J., 1963: *Ann. Rev. Entomol.*, **8**, 307–344.
- WEATHERSTON, J., 1967: *Quart. Rev.*, **21**, 281–313.
- WEBER, N. A., 1943: *Ecology*, **24**, 400–404.
- WEBER, N. A., 1947: *Bol. Entomol. Venez.*, **6**, 143–161.
- WEBER, N. A., 1949: *Ecology*, **30**, 397–400.
- WEBER, N. A., 1956 a: *Ecology*, **37**, 150–161.
- WEBER, N. A., 1956 b: *Anat. Rec.*, **125**, 604–605.
- WEBER, N. A., 1958: *Proc. 10. Int. Congr. Entomol., Montreal*, **2**, 459–473.
- WEBER, N. A., 1966: *Science*, **153**, 587–604.
- WEBER, N. A., 1972 a: *Mem. Am. Phil. Soc.*, **92**, 1–146.
- WEBER, N. A., 1972 b: *Am. Zoologist*, **12**, 577–587.

- WEHNER, R., 1968: *Rev. Suisse Zool.*, **75**, 1076–1085.
- WEHNER, R., 1970: *Ins. soc.*, **17**, 83–93.
- WEHNER, R., 1975 a: *Fortschr. Zool.*, **23**, 148–160.
- WEHNER, R., 1975 b: *Umschau Wiss. Techn.*, **75**, 653–660.
- WEHNER, R., P. L. HERRLING, A. BRUNNERT, R. KLEIN, 1972: *Rev. Suisse Zool.*, **79**, 197–228.
- WEHNER, R., P. LUTZ, 1969: *Natur und Museum*, **99**, 177–190.
- WEHNER, R., F. TOGGWEILER, 1972: *J. comp. Physiol.*, **77**, 239–255.
- WEILER, P., 1936: *Fühleruntersuchungen an Ameisen, insbesondere an Dorylinae*. Diss. Univ. Bonn.
- WEIR, J. S., 1958 a: *Ins. soc.*, **5**, 97–128.
- WEIR, J. S., 1958 b: *Ins. soc.*, **5**, 315–339.
- WEIR, J. S., 1959: *Ins. soc.*, **6**, 271–290.
- WELLENSTEIN, G., 1957: *Z. angew. Entomol.*, **41**, 368–385.
- WERRINGLOER, A., 1932: *Z. wiss. Zool.*, **141**, 432–524.
- WESSON, L. G., 1939: *Trans. Am. Entomol. Soc.*, **65**, 97–122.
- WESSON, L. G., 1940: *Bull. Brookl. Entomol. Soc.*, **35**, 73–83.
- WEYER, F., 1927: *Zool. Anz.*, **74**, 205–221.
- WEYER, F., 1928: *Z. wiss. Zool.*, **131**, 345–501.
- WEYER, F., 1936: *Z. Morph. Ökol. Tiere*, **30**, 629–634.
- WHEELER, G. C., J. WHEELER, 1970: *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **63**, 648–656.
- WHEELER, W. M., 1901: *Am. Nat.*, **35**, 513–539.
- WHEELER, W. M., 1903: *J. Psychol. Neurol.*, **2**, 1–31.
- WHEELER, W. M., 1904 a: *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, **20**, 347–375.
- WHEELER, W. M., 1904 b: *Biol. Bull.*, **6**, 251–259.
- WHEELER, W. M., 1907: *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, **23**, 669–807.
- WHEELER, W. M., 1910: *Ants: Their structure, development and behavior*. Columbia Univ. Press.
- WHEELER, W. M., 1914: *Schr. Phys.-ökon. Ges. Königsberg*, **55**, 1–142.
- WHEELER, W. M., 1915: *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **8**, 323–342.
- WHEELER, W. M., 1919: *Proc. Am. Phil. Soc.*, **58**, 1–40.
- WHEELER, W. M., 1921: *Ecology*, **2**, 89–103.
- WHEELER, W. M., 1923: *Social life among the insects*. London–Bombay–Sydney: Constable and Comp. Ltd.
- WHEELER, W. M., 1927: *Quart. Rev. Biol.*, **2**, 1–36.
- WHEELER, W. M., 1928: *The social insects: Their origin and evolution*. London: Kegan Paul, Trench, Trubner and Co., Ltd.
- WHEELER, W. M., 1932: *Science*, **76**, 532–533.
- WHEELER, W. M., 1933: *Colony-founding among ants*. Cambridge/Mass.: Harv. Univ. Press.
- WHEELER, W. M., 1936: *Proc. Am. Acad. Arts Sc.*, **71**, 159–243.
- WHEELER, W. M., J. C. BEQUAERT, 1929: *Zool. Anz.*, **82**, 10–39.
- WHELDEN, R. M., 1957: *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **50**, 271–282.
- WHELDEN, R. M., 1960: *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **53**, 793–808.
- WHITCOMB, W. M., A. BHATKAR, J. C. NIKKERTSON, 1973: *Environm. Entomol.*, **2**, 1101–1103.
- WHITFORD, W. G., P. JOHNSON, J. RAMIREZ, 1976: *Ins. soc.*, **23**, 117–132.
- WICKLER, W., 1968: *Mimikry. Nachahmung und Täuschung in der Natur*. München: Kindlers Univ. Bibl.
- WILSON, E. O., 1954: *Ins. soc.*, **1**, 75–80.
- WILSON, E. O., 1955: *Bull. Comp. Zool.*, **113**, 1–201.
- WILSON, E. O., 1958 a: *Evolution*, **12**, 24–31.
- WILSON, E. O., 1958 b: *Psyche*, **65**, 41–51.
- WILSON, E. O., 1958 c: *Ins. soc.*, **5**, 129–140.
- WILSON, E. O., 1959: *Psyche*, **66**, 29–34.
- WILSON, E. O., 1962 a: *Bull. Mus. Comp. Zool.*, **127**, 403–422.
- WILSON, E. O., 1962 b: *Anim. Behav.*, **10**, 134–147.
- WILSON, E. O., 1962 c: *Anim. Behav.*, **10**, 148–158.
- WILSON, E. O., 1963: *Ann. Rev. Entomol.*, **8**, 345–368.
- WILSON, E. O., 1965: *Psyche*, **72**, 2–7.
- WILSON, E. O., 1971: *The insect societies*. Cambridge/Mass.: The Belknap Press of Harv. Univ. Press.
- WILSON, E. O., 1975 a: *Insects, Science, and Society*, 25–31.
- WILSON, E. O., 1975 b: *Sociobiology, the new synthesis*. Cambridge/Mass.: The Belknap Press of Harv. Univ. Press.



- WILSON, E. O., 1976: *Anim. Behav.*, **24**, 354–363.
- WILSON, E. O., W. H. BOSSERT, 1963: *Rec. Progr. Horm. Res.*, **19**, 673–716.
- WILSON, E. O., W. L. BROWN, 1956: *Ins. soc.*, **3**, 439–454.
- WILSON, E. O., F. M. CARPENTER, W. L. BROWN, 1967: *Science*, **157**, 1038–1040.
- WILSON, E. O., N. DURLACH, L. M. ROTH, 1958: *Psyche*, **65**, 108–114.
- WILSON, E. O., T. EISNER, 1957: *Ins. soc.*, **4**, 157–166.
- WILSON, E. O., T. EISNER, B. D. VALENTINE, 1954: *Psyche*, **61**, 154–160.
- WILSON, E. O., T. EISNER, G. C. WHEELER, J. WHEELER, 1956: *Bull. Mus. Comp. Zool.*, **115**, 81–98.
- WILSON, E. O., M. PAVAN, 1959: *Psyche*, **66**, 70–76.
- WILSON, E. O., R. W. TAYLOR, 1964: *Psyche*, **71**, 93–103.
- WRAY, D. L., 1938: *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **31**, 196–201.
- WROUGHTON, R. C., 1892: *J. Bombay Nat. Hist. Soc.*, 13–60.
- YARROW, I. H. H., 1955: *Proc. Roy. Entomol. Soc. London*, **24**, 113–115.
- YARROW, I. H. H., 1968: *The Entomolog.*, 236–240.
- ZAHN, M., 1958: *Zool. Beitr. N. F.*, **3**, 127–194.
- ZEBITZ, C., im Druck: *Ins. soc.*
- ZOLOTOV, V., L. FRANTSEVICH, 1973: *J. comp. Physiol.*, **85**, 25–36.
- ZWÖLFER, H., 1958: *Z. angew. Entomol.*, **43**, 1–52.

# Sachregister

- Acacia* 201  
*A. collinsii* 201  
*A. cornigera* 201  
*A. hindsi* 201  
*A. melanocera* 201  
*A. sphaerocephala* 201  
*Acanthaspis concinnula* 102  
*Acanthomyops interjectus* 80, 85  
*Acromyrmex* 221  
*A. lundii* 139  
*A. octospinosus* 36, 37, 86  
*A. versicolor* 86  
*Acropyga paramaribensis* 139  
*Aenictus* 180  
*A. aratus* 182  
*A. gracilis* 182  
*A. laeviceps* 182  
*Aeschynanthus* 198  
*Allianz* 147  
*Allomone* 64, 72  
allothetische Orientierung 53  
*Allumerus* 221  
*Ambrosia-Körperchen* 222  
*Amblyopone* 24, 95, 105, 192  
*A. australis* 135  
*A. pallipes* 94, 221  
*A. pluto* 17  
*Ameisengarten* 198  
*Ameisensäure* 228  
*Amorphocephalus coronatus* 173  
*Amphotis marginatus* 170  
*Analdrüse* 15, 67, 228  
*Anergates atratulus* 132, 156, 157  
*Aneuretinae* 21, 25  
*Aneuretus* 227  
*A. simoni* 21  
*Anochaetus* 212  
*Anomma* 129, 141, 1983  
*A. molesta* 209  
*Anthobosca* 17, 23  
*Aphaenogaster* 95, 117, 227  
*A. rudis* 209  
*A. senilis* 140  
*A. tennesseensis* 164  
*A. testaceo-pilosa* 66  
*Aphilanthops frigidus* 133  
*Aphis fabae* 217  
*Aporomyrmex ampeloni* 163  
*A. regis* 163  
*Aptaner* 163  
*Apterostigma collaris* 86  
*Aspergillus flavus*-Gruppe 221  
*Atta* 221, 228  
*A. cephalotes* 37–39, 86, 100, 101, 115, 117, 222  
*A. colombica* 86, 223  
*A. fervens* 36  
*A. laevigata* 86  
*A. sexdens* 86, 132, 138  
*A. sexdens rubropilosa* 44, 191  
*A. texana* 58, 69, 86  
*Atemeles* 175  
*A. pubicollis* 175–177  
*Ausbeutungshypothese* 10  
*Autothysie* 226, 232  
*Azteca* 70, 195, 198  
*A. chartifex* 168  
*A. mülleri* 198  
*Barteria fistulosa* 200  
*Beltsche Körperchen* 201  
*Beutelarm* 66  
*Biwak* 181  
*Blatt-Nektarien* 202  
*Borstenfelder* 32, 33, 34  
*Bothriomyrmex decapitans* 144  
*Bothroponera tesserinoda* 73, 74  
*Brachyponera lutea* 135  
*campaniforme Sensillen* siehe *Sensilla campaniformia*  
*Camponotus* 21, 31, 38, 40, 119, 198, 204  
*C. acvapimensis* 188  
*C. beebi* 168  
*C. compressus* 186  
*C. femoratus* 168  
*C. formiciformis* 207  
*C. herculeanus* 77, 90, 103, 173, 193  
*C. lateralis* 168  
*C. ligniperda* 47, 77, 103, 193  
*C. pennsylvanicus* 67  
*C. rufoglaucus* 169  
*C. saundersi* 231, 232  
*C. senex* 207  
*C. sericeus* 73–75, 77, 169  
*C. socius* 79, 81  
*C. universitatis* 162  
*C. vagus* 31, 101, 137, 193  
*Cardyocondyla venusta* 73  
*C. emeryi* 73  
*Carebara* 139, 168  
*C. vidua* 139  
*C. lignata* 139  
*Cataglyphis* 48  
*C. bicolor* 43, 44, 46, 57, 58, 111, 186  
*C. bombycina* 113  
*C. cursor* 117, 186  
*Cecropia adenopus* 198  
*Gerapachynae* 20, 25, 87, 221  
*Cerapachys opaca* 20  
*Codonanthe uleana* 198  
*Colobopsis truncatus* 113, 193  
*Colobostruma leae* 114  
*Conomyrma pyramicus* 70  
*Crematogaster* 82, 86, 99, 117, 227  
*C. ashmeadi* 83  
*C. auberti* 142, 143, 185, 194  
*C. cylindriceps* 114  
*C. depressa* 193  
*C. difformis* 68  
*C. impressa* 143  
*C. inflata* 68, 230  
*C. linata parabiotica* 168  
*C. peringueyi* 83  
*C. scutellaris* 62, 142, 143, 194, 229, 232  
*C. skouensis* 142, 143, 195  
*C. sordidula* 142  
*C. vandeli* 142  
*Cryptocerus texanus* 114  
*Cyphomyrmex rimosus* 86  
*Dacetini* 212  
*Daceton armigerum* 116, 214  
*Detector* 57  
*Dendrolasin* 231  
*Diamma* 17  
*Dinarda* 174  
*Dinoponera* 183  
*D. grandis* 94  
*Disaphis bononii* 217  
*Dischidia* 198

- Dolichoderinae* 21, 25, 32, 67, 68, 87, 227  
*Dolichoderus quadripunctatus* 21, 28, 95, 193  
*Dorylinae* 19, 25, 32, 67, 87  
*Dorylus* 43  
 Dufoursche Drüse 15, 67–72, 83, 84, 229, 232  
 Dulosis 146  
  
 Ecdyson 126  
*Eciton* 43, 58, 68, 119, 181  
*E. burchelli* 43, 182, 210, 213  
*E. dulcis* 182  
*E. hamatum* 182  
*E. mexicanus* 182  
*E. vagans* 182  
*Ecitoninae* 19  
*Ectatomma* 183  
 Ectohormone 64  
 Elaiosome 219  
 Enddarm 67  
 epigaeisch 179  
*Epimyrmex* 153  
*E. gösswaldi* 153  
*E. ravouxi* 156  
*E. stumperi* 154  
 Ergatogyne 104  
 Eudulosis 150  
 Eusotialität 8  
  
 Farbensehen 43, 44  
*Formica* 21, 65, 67, 91, 118, 230  
*F. aquilonia* 114–143  
*F. cinerea* 67, 143  
*F. cunicularia* 143  
*F. dacotensis* 91  
*F. exsecta* 141–143  
*F. exsectoides* 142  
*F. fusca* 11, 67, 76, 78, 106, 136, 143, 184, 187  
*F. lemami* 143, 187  
*F. lugubris* 141–143  
*F. montana* 91  
*F. nigricans* 57, 101, 119, 121–124, 142, 143  
*F. obscuripes* 91, 109, 116  
*F. pallidefulva* 106  
*F. pergandei* 72, 91  
*F. picea* 143  
  
*F. polycтена* 13, 32–34, 40, 43, 57, 60, 61, 65, 66, 77, 78, 99, 103–108, 110, 116, 121, 129, 130, 141, 142, 189, 209  
*F. pratensis* 116, 187  
*F. pressilabris* 150  
*F. rufa* 47, 50, 52, 54–57, 61, 67, 71, 92, 132  
*F. rufibarbis* 110, 143  
*F. sanguinea* 11, 50, 77, 97, 101, 110, 111, 116, 146, 147  
*F. schaufussi* 210  
*F. subintegra* 72  
*F. truncorum* 143  
*F. uralensis* 143  
*Formicinae* 21, 25, 32, 68, 227, 228  
*Formicoxenus nitidulus* 93, 166  
  
 Gefahrenalarm 65, 66  
 geomenotaktische Fehlorientierung 62  
 Giftdrüse 15, 67, 82, 83, 228, 229  
 »group-predation« 211  
 Grundorientierung 52, 61  
  
 Haplometrose 12  
*Harpagoxenus* 93, 132, 136, 150, 228  
*H. americanus* 76, 153  
*H. sublaevis* 35, 76, 91, 92, 152  
*Harpegnathus* 183  
*Helluomorphoides texanus* 87  
*Hippeococcus* 218  
*Hirtella* 221  
 Honigbiene 8, 32, 40, 42, 46, 47, 65, 109, 120  
 Honigtau 209, 219  
 Hofstaat 105  
*Hoya* 198  
*Hydenophytum* 198  
 hypogaeisch 179  
  
 Johnstonsches Organ 27, 31, 32  
 Juvenilhormon 109  
  
 idiothetische Orientierung 53  
 Intercasts 123  
  
*Iridomyrmex* 198  
*I. humilis* 95, 142  
*I. pruinosus* 70  
  
 Kairomone 64  
 kineastische Orientierung s. idiothetische Orientierung  
 »kinship«-Theorie 9, 10  
 klastrale Koloniegründung 135  
 Klopfsignale 35, 40, 63, 71  
 Knotenameisens. *Mxrmicinae*  
 Königinnensubstanz 120  
 Kohlraabiköpfchen s. Ambrosia-Körperchen  
 Kolonieduft 99  
 Kommentkampf 229  
 Kompensationstheorie der Menotaxis 53, 54  
 Kraternester 186  
*Kyidris* 164  
  
 Labialdrüse 15, 122, 158, 178, 220  
*Labidus* 68, 100  
*L. coecus* 213  
 Lachniden 216  
*Lasius* 21, 43, 119, 230  
*L. alienus* 144, 185, 189  
*L. bicornis* 144, 145  
*L. carnolicus* 144, 146  
*L. emerginatus* 80, 144, 194  
*L. flavus* 80, 106, 136, 137, 144, 187, 189  
*L. fuliginosus* 27–29, 58–60, 69, 79, 80, 144, 146, 193, 231  
*L. niger* 11, 44, 48–51, 54, 66, 80, 101, 109, 117, 136, 137, 144, 187, 189  
*L. rabaudi* 144, 194  
*L. reginae* 144, 145  
*Leptanillinae* 19, 25  
*Leptogenys* 211  
*L. attenuata* 212  
*L. binghami* 212  
*L. diminuta* 211  
*L. elongata* 209  
*L. ocellifera* 211  
*L. processionalis* 209  
*L. purpurea* 212  
*Leptomisetes* 19, 20  
*Leptothorax* 119  
*L. acervorum* 73, 75–77, 159



- L. buschingeri* 161  
*L. curvispinosus* 153  
*L. diversipilosus* 167  
*L. duloticus* 153  
*L. emersoni* 167  
*L. gösswaldi* 93, 161  
*L. gredleri* 93  
*L. hirticornis* 167  
*L. kutteri* 92, 93, 159, 161  
*L. longispinosus* 153  
*L. muscorum* 76, 93  
*L. nylanderi* 75, 76, 193  
*L. rabaudi* 193  
*L. recedens* 130  
*L. tuberum* 35, 119  
*Leptotyphlops dulcis* 88  
*Limulodes parki* 171  
 Locksterzeln 76, 92  
*Lomechusa* 175–177  
  
 Mandibeldrüse 15, 65, 67, 68, 71, 72, 90, 231  
 Mandibelkämpfer 228  
*Manica rubida* 66, 110, 137  
*M. parasitica* 164  
 Maxillardrüse s.  
     Propharynxdrüse  
*Megaponera* 183, 221  
*Megaponera foetens* 37  
 Meliponen 8  
*Melissotarsus tibubans* 83  
 Menotaxis 52, 61  
 Messor 110, 219  
*M. arenarius* 186  
*M. barbarus* 34, 36, 49  
*M. ebenius* 186  
*M. structor* 36  
 Metapleuraldrüse s.  
     Metathorakaldrüse  
 Metathorakaldrüse 15, 67, 158, 220, 223, 230  
*Methocha* 21  
*Microstigmus* 8  
*Monacis debilis* 168  
 Monogynie 12  
*Monomorium* 81, 219  
*M. pharaonis* 11, 52, 82, 88, 93, 94, 118, 119, 121, 141, 168, 171  
*M. subopacu* 81  
*M. venustum* 81  
 Müllersche Körperchen 199  
 Mutillidae 23, 24  
*Myrmecia aberrans* 133  
  
*M. dispar* 183  
*M. forficata* 133  
*M. gulosa* 41, 68, 95, 133  
*M. inquilina* 122, 133, 165  
*M. pyriformis* 133  
*M. regularis* 133–135  
*M. tarsata* 133  
*M. vindex* 101, 102, 133, 165  
*Myrmeciinae* 18, 25, 67, 68, 87, 227  
*Myrmecina graminicola* 67  
 myrmecioider Komplex 24  
*Myrmecocystus horti-deorum* 96  
*M. melliger* 36  
*M. mexicanus* 96  
*M. mimicus* 153, 229  
 Myrmecodomatien 195  
 Myrmecophile 170  
 Myrmecophyten 195  
*Myrmica* 43, 61, 66, 70, 118, 119  
*M. aloba* 164  
*M. faniensis* 164  
*M. kuschei* 164  
  
*M. laevinodis* 28, 31, 36, 54, 66, 99, 124, 137, 161  
*M. lampra* 164  
*M. lobicornis* 137  
*M. myrmecophila* 162  
*M. myrmecoxena* 162  
*M. rubida* s. *Manica rubida*  
*M. rubra* 70, 83, 100, 111, 120, 124–127, 132, 141, 161  
*M. ruginodis* 30, 31, 35, 36, 66, 111, 120, 124, 125, 161  
*M. scabrinodis* 100, 110, 187  
*M. sulcinodis* 130, 161  
 Myrmecacin 220, 223  
*Myrmecinae* 18, 25, 35, 68, 227  
*Myopone castanea* 211  
*Myrmoteris* 212  
  
 necrophorisches Verhalten 101, 102  
*Necrophorus* 8  
*Neivamyrmex* 100  
*N. nigrescens* 87, 88, 113  
*Nematocrema* 195  
 Neotenin 126 (s. auch Juvenilhormon)  
  
 Nestgeruch 99  
 Nesthügel 187  
 Nomadentum 211  
*Nomamyrmex* 68  
*Novomessor cockerelli* 133  
*Odontomachus* 136, 209, 212  
*O. haematodes* 118, 120, 139  
*Odontoponera* 183  
*Oecophylla* 21, 128, 203–205  
*O. longinoda* 71, 116, 117, 214, 218  
*Onyxchomyrmex* 18  
*Ophthalmopone* 211  
 Ovariendegeneration 108  
  
*Paltothyreus* 211  
*P. tarsatus* 69  
*Paralimulodes* 171  
 Parasitendorn 159, 166  
 Pavansche Drüse 15, 87  
 Pavillon 205  
*Pella comes* 72  
*P. japonicus* 72  
 Pfropfung 140  
*Pheidole* 81, 112, 119, 220, 227, 228  
*P. embolopyx* 115  
*P. pallidula* 82, 127  
*P. teneriffana* 82  
 Pheromone 64, 72  
 Phragmosis 114  
*Phyracaces cohici* 20  
 Physogastrie 145, 179  
 Pleometrose 12  
*Plagiolepis grassei* 163  
*P. pygmaea* 95, 122, 162  
*P. vindebonensis* 162  
*P. xene* 122  
*Pogonomyrmex* 219  
*P. anergismus* 164  
*P. badius* 31, 69, 72, 83, 95, 99, 101, 102, 184, 230  
*P. barbatus* 83, 132, 184, 230  
*P. barbatus molefaciens* 36  
*P. californicus* 84  
*P. dentata* 230  
*P. maricopa* 84, 132, 230  
*P. occidentalis* 38  
*P. rugosus* 83, 84, 132, 230  
*Polyergus* 228  
*P. lucidus* 132, 140, 149  
*P. rufescens* 184, 231  
*Polygynie* 12  
*Polyrhachis* 203, 226

- P. bihamata* 226  
*P. craddocki* 226  
*P. furcata* 226  
*P. gagates* 205  
*P. laboriosa* 205  
*P. lamellidens* 226  
*P. simplex* 205  
*P. ypsilon* 226  
*Ponera coarctata* 18, 67  
*P. eduardi* 103, 117  
*P. punctatissima* 18  
*Ponerinae* 17, 25, 32, 35, 67, 68, 87, 227  
**poneroider Komplex** 24  
 Postpharynxdrüse 15, 121, 122  
 Prägung 101  
*Prenolepis imparis* 184  
 »primer« 64, 65  
 profertile Substanz 121  
*Proformica nasuta* 106  
*P. epinotalis* 149  
 Propagandastoffe 72  
 Propharynxdrüse 15, 121  
 Prostoma 198  
*Pseudoatta argentina* 164  
 Pseudococciden 196, 206  
*Pseudomyrmex aethiops* 200  
*P. belti* 201  
*P. ferruginea* 201  
*P. latifrons* 200  
*P. nigrocincta* 201  
*P. nigropilosa* 201, 203  
*P. satanica* 201  
*P. spinicola* 201  
*P. venefica* 94, 202  
*Pseudorhizoecus coffea* 139  
 Pteraner 163  
 receptaculum seminis 13  
 Regurgitation 97  
 »releaser« 64  
 Repellentsubstanzen 88  
 Repleten 96, 116  
*Rhytidoponera* 94, 117, 141, 209  
*R. metallica* 141  
*R. inornata* 141  
 Roßameisen s. *Camponotus ligniperda* und *C. herculeanus*  
*Rossomyrmex proformicarius* 149  
 Schuppenameisen s. *Formicinae*  
 Sensilla ampullacea 27, 28, 30  
*S. basiconica* 27, 29  
*S. campaniformia* 28, 38, 39  
*S. chaetica* 27, 28  
*S. coeloconica* 27, 28, 30  
*S. trichodea* 27, 29  
*S. trichodea curvata* 27, 29, 69  
*Sifolinia karavajevi* 160  
*S. lemasnei* 164  
*S. winterae* 164  
 Soldaten 112, 127, 128  
*Solenopsis* 84, 119, 230  
*S. fugax* 88, 167  
*S. geminata* 84, 85, 100  
*S. invicta* 85, 100, 101, 133, 137  
*S. richteri* 85, 86  
*S. saevissima* 85, 60, 85, 100, 101  
*S. xyloni* 85  
*Sphaerocrema striatula* 137  
*Sphecidae* 8, 133  
*Sphecomyrma freyi* 21  
*Sphecomyrminae* 21, 25  
 Stachelapparat 227  
 Stachelreduktion 227  
 Stachelrinnenpolster 65  
*Staphylinidae* 72  
*Stenogastrinae* 8  
*Streblognathus* 183  
 Stridulationsorgan 17, 34, 35, 39  
*Strongylognathus* 151, 228  
*S. alpinus* 15, 151  
*S. huberi* 151  
*S. testaceus* 151  
*Strumigenys* 213  
*S. lorae* 164  
*S. perplexa* 164  
*S. xenos* 164  
 Subgenualorgan 38  
*Symbiomyrma* s. *Sifolinia Symphoidole elecebra* 164  
*Symydobius oblongus* 217  
*Synagales venator* 172  
 Tandemlaufen 73–77  
 Tandemsterzeln 75, 76  
*Tapinoma* 81, 228  
*T. erraticum* 21, 54, 66  
*T. melanocephalum* 65  
*T. nigerrimum* 228  
*T. sessile* 72  
*Technomyrmex* 228  
*T. albipes* 117  
*T. bicolor textor* 204  
*Teleutomyrmex* 132  
*T. schneideri* 156, 158  
*Tetramorium caespitum* 54, 119, 151, 185  
 thorakaler Kropf 96  
*Tiphiidae* 17, 23  
*Tillandsia butzii* 198  
*T. caput-medusae* 198  
*Tococa* 196  
*Trachomyrmex septentrionalis* 86  
*T. smithi neomexicanus* 230  
*T. urichi* 86  
 Trageverhalten 76–78  
 Tridecan 177  
*Trinervitermes* 58  
 Trophallaxis 15, 95  
 Trophallaxis (interspezifisch) 230  
 trophische Eier 95, 139  
 Tropotaxis 59  
 Undecan 30, 69  
*Vatesus* 87  
*Veromessor* 220  
*V. pergandei* 184  
 Verschmelzungsreaktion 150  
*Vespinae* 8  
 Werkzeuggebrauch 203, 209  
 Wurzelläuse 216  
*Xenodusa* 175  
*Xenomyrmex floridanus* 91  
*Zacryptocerus varians* 98  
*Zootermopsis nevadensis* 80





# Pareys Studentexte

---

Basiswissen griffbereit – der Leitgedanke dieser Buchreihe in preiswerter Ausstattung für die Studierenden der verschiedenen naturwissenschaftlichen, human- und veterinärmedizinischen Fachrichtungen und die Schüler der Sekundarstufe II an Oberschulen. Einführende und studienbegleitende Texte in didaktisch moderner Darstellung aus der Feder führender Hochschullehrer erleichtern die Vorbereitung auf Vorlesungen und Prüfungen. Den Absolventen der höheren Semester und allen in Forschung und Lehre Tätigen geben die Bände der neuen Reihe einen vergleichenden Einblick auch in die Nachbarfächer. Als Vademecum ermöglichen sie eine schnelle Information und Repetition.

- 1 Physiologie der Haustiere**  
Von Prof. Dr. G. Wittke. 1972. DM 24,-
  - 2 Weltwirtschaftspflanzen**  
Von Prof. Dr. P. Schütt. 1972. DM 24,-
  - 3 Experimente zur Molekularbiologie der Pflanzen**  
Von Prof. J. Cherry. 1975. DM 29,-
  - 4 Kompendium der allgemeinen Virologie**  
Von Prof. Dr. M. C. Horzinek. 1975.  
DM 29,-
  - 5 Klinische Propädeutik der inneren Krankheiten und Hautkrankheiten der Haustiere**  
Von Prof. Dr. W. Jaksch und Prof. Dr. E. Glawischnig. 1976. DM 58,-
  - Fortpflanzungsbiologie der Säugetiere**  
Von Prof. C. Austin und Prof. R. V. Short.  
5 Bände.
  - 6 Band 1: Keimzellen und Befruchtung**  
1976. DM 25,-
  - 10 Band 5: Manipulation der Fortpflanzung**  
1977. Ca. DM 25,-  
Die Bände 2–4 befinden sich in Vorbereitung.
  - 11 Leitfaden der Milchkunde und der Milchhygiene**  
Von Prof. Dr. G. Kielwein. 1976.  
DM 28,-
  - 12 Biologische Schädlingsbekämpfung**  
Von Prof. Dr. J. M. Franz und Dr. A. Krieg  
2., neubearbeitete und erweiterte Auflage. 1976. DM 29,-
  - 13 Einführung in die Verhaltensforschung**  
Von Prof. Dr. K. Immelmann. 1976.  
DM 28,-
  - 14 Medizinische Histologie**  
Von Prof. Dr. F. Preuß. 1976. DM 24,-
  - 16 Molekularbiologie und Entwicklung**  
Von Prof. Dr. M. Sussman. 1978.  
DM 29,-
  - 17 Allgemeine Botanik für Forstwirte**  
Von Prof. Dr. P. Schütt und Prof. Dr. W. Koch. 1977. Ca. DM 28,-
  - 18 Das Sozialleben der Ameisen**  
Von Dr. K. Dumpert. 1978. DM 26,-
  - 19 Kompendium der allgemeinen medizinischen Bakteriologie**  
Von Prof. Dr. H. Fey. 1977. DM 28,-
  - 20 Kompendium der allgemeinen Immunologie für Tierärzte**  
Von Dr. R. v. Fellenberg. 1978.  
Ca. DM 25,-
  - 21 Leitfaden der Tierärztlichen Lebensmittelkunde**  
Von Prof. Dr. H. J. Sinell. 1978.
- Die Reihe wird fortgesetzt  
Preise Stand 1. 9. 1977**

---

**Verlag Paul Parey**

**Berlin und Hamburg**

---

# Vom Wildtier zum Haustier

---

Von Prof. Dr. Dr. h. c. Dr. h. c. HANS NACHTSHEIM und Dr. HANS STENGEL

3., völlig neubearbeitete Auflage. 1977. 156 Seiten mit 76 Abbildungen und 10 Tabellen. Balacron brosch. DM 38,-

Die Gesetzmäßigkeiten und genetischen Abläufe der Domestikation, nach denen sich seit Jahrtausenden die Wandlung vom Wildtier zum Haustier vollzieht, sind Gegenstand dieses Buches, das in seiner leichtverständlichen Darstellung im weitesten Sinne für naturwissenschaftlich-zoologisch-genetisch interessierte Leser bestimmt ist.

Bei dem in freier Wildbahn lebenden Tier sorgt die natürliche Zuchtwahl für eine möglichst vollkommene Anpassung an seinen Lebensraum und die dort herrschenden Lebensbedingungen. Wird solch ein Tier aber in die Obhut des Menschen genommen, so ist es dem Kampf ums Dasein und ums Überleben entzogen und an die Stelle der natürlichen Zuchtwahl tritt die künstliche Zuchtwahl. Der Mensch entscheidet nun über die auftretenden Varianten in Eigenschaft, Verhalten und Leistung des Tieres, indem er sie züchterisch weiterentwickelt, verändert oder abschafft. Infolge der Verschiedenartigkeit der züchterischen Anforderungen hat sich im Laufe der Domestikation bei allen Haustierarten auf diese Weise eine bunte Fülle und Vielfalt ergeben, die bei den heutigen Rassen zu erkennen ist und die ganz im Gegensatz zu der Einförmigkeit der ursprünglichen Wildtiere steht.

Die Verfasser erläutern die genetischen Vorgänge der Domestikation am Beispiel des Kaninchens, ihrem Versuchstier, von dem in langjähriger, experimenteller Arbeit rund 35.000 Exemplare gezüchtet wurden. Dabei kann schrittweise verfolgt werden, wie aus dem Tier in freier Wildbahn ein Haustier mit einer Vielzahl verschiedener Rassen mit wiederum verschiedenen Merkmalen und Eigenschaften geworden ist.

Ferner wird in einem speziellen Kapitel auf die Entstehung von Erbanomalien und Erbleiden sowie ihrer Verhütung und Bekämpfung eingegangen und gleichfalls in einem gesonderten Kapitel gezeigt, daß der Vorgang der Domestikation auch reziprok ablaufen kann; das bedeutet die Verwilderung von Haustieren. Ein Anhang mit einem Literaturverzeichnis, einer Bibliographie der Verfasser und einem Sachverzeichnis bilden den Abschluß des Buches, das sich nicht nur an die Studierenden und Dozenten der Biologie, Zoologie, Genetik, Verhaltensforschung, Tierzucht, Human- und Veterinärmedizin wendet, sondern auch an die Schüler und Lehrer der Sekundarstufe II an Oberschulen und an den großen Kreis einer an biologischen Phänomenen interessierten Leserschaft.

---

**Verlag Paul Parey**

**Berlin und Hamburg**

---





Ameisen gehören ausnahmslos zu den sozialen Insekten. Durch die Vielzahl ihrer Arten, deren weltweite Verbreitung und Anpassung an die unterschiedlichsten Lebensräume, wird ihrem Sozialleben lebhaftes Interesse entgegengebracht. Im Gegensatz zu zahlreichen Einzelarbeiten aber gibt es keine neuere deutsche Zusammenfassung, die die verschiedenen Aspekte des Soziallebens der Ameisen möglichst umfassend und allgemeinverständlich behandelt, wie sie der Verfasser mit diesem Band aus der Reihe „Pareys Studentexte“ als Bestandsaufnahme des heutigen Wissens zu diesem Thema vorlegt.

Das Buch wendet sich nicht nur an Biologen verschiedener Fachrichtungen, an Biologielehrer und Studierende, sondern darüber hinaus an alle, die sich für das Sozialleben von Insekten und speziell für Ameisen interessieren.